

Kissa- ja koiraeläinten eturaajan toiminnallinen anatomia – esimerkkilajina ilves

ELÄINLÄÄKETIETEEN LISENSIAATIN TUTKIELMA

Hanna Lommi

2017

Ohjaaja Juha Laakkonen

Anatomian ja kehitysbiologian oppiaine

Eläinlääketieteellisten biotieteiden osasto

Eläinlääketieteellinen tiedekunta

Helsingin Yliopisto



Tiedekunta - Fakultet - Faculty Eläinlääketieteellinen tiedekunta		Osasto - Avdelning - Department Eläinlääketieteellisten biotieteiden osasto	
Tekijä - Författare - Author Hanna Lommi			
Työn nimi - Arbetets titel - Title Kissa- ja koiraeläinten eturaajan toiminnallinen anatomia – esimerkkilajina ilves			
Oppiaine - Läroämne - Subject Anatomian ja kehitysbiologian oppiaine			
Työn laji - Arbetets art - Level Lisensiaatin tutkielma		Aika - Datum - Month and year 9.3.2017	Sivumäärä - Sidoantal - Number of pages 38
Tiivistelmä - Referat - Abstract <p>Eturaajalla eläin kannattelee ja liikuttaa vartaloaan. Petoeläimet käyttävät raajaa myös kaivamiseen, kiipeämiseen ja uimiseen. Kissaeläimillä eturaajalla on tärkeä merkitys saalistuksessa. Eturaajan anatomia muokkautuukin sen käytön mukaisesti. Eturaajojen anatomiaa tutkimalla voidaan selvittää sukupuuttoon kuolleiden eläinten käyttäytymistä sekä liikkumismuotoja. Tätä varten on tärkeää tuntea olemassa olevien eläinten anatomiaa.</p> <p>Petoeläimillä suurimmat eturaajan anatomiaan vaikuttavat tekijät ovat eläimen ja saaliin paino sekä saalistustapa. Koiraeläimet saalistavat juoksemalla saaliinsa kiinni, joten tehokas liikkuminen on niille tärkeää. Koiraeläimet tappavat saaliinsa heti puremalla. Kissaeläimet yleensä vaanivat saalistaan ennen sen kimppuun hyökkäämistä. Kissaeläimet käyttävät eturaajojaan saaliin kaatamisessa, kiinnipitämisessä sekä asettelussa ennen kuolettavaa puremaa. Saalistustavasta johtuen kissaeläinten eturaajaan kohdistuu enemmän kiertoliikettä ja rasitusta kuin koiraeläimillä. Lisäksi kissaeläimet kiipeilevät koiraeläimiä enemmän. Kun kissaeläimet saalistavat suurempia eläimiä, kohdistuu niiden eturaajoille myös enemmän voimia suuremman saaliin pyristellessä vastaan. Tällöin eturaajojen tulee olla vahvempia ja erityisesti eturaajan rotaation tulee olla voimakas.</p> <p>Kissa- ja koiraeläinten eturaajan luuston anatomiaa on tutkittu runsaasti. Eturaajan lihasten yksityiskohtaista anatomiaa taas ei ole selvitetty kuin muutamalta lajilta. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää ilveksen (<i>Lynx lynx</i>) eturaajan lihasten ja luiden anatomia sekä verrata niitä aiempien tutkimusten löydöksiin. Ilves on Suomen ainoa luonnonvarainen kissaeläin. Se saalistaa sekä itseään pienempiä että suurempia eläimiä. Tämän tutkimuksen hypoteesina oli, että ilveksen eturaajan luiden ja lihasten anatomia on nähtävissä piirteitä sekä pienten että suurten eläinten saalistamiseen.</p> <p>Tutkimuksessa selvitettiin kuuden ilveksen eturaajojen lihaksistoa. Ilvekset oli laillisesti metsästetty metsästyskauden aikana Suomessa. Ilvesten eturaajojen lihakset tunnistettiin ja erotettiin kiinnityskohdistaan. Jokainen lihas punnittiin irrottamisen jälkeen 0,1 g tarkkuudella. Tuloksia verrattiin aiemmin yksityiskohtaisesti tutkittujen kissaeläinten eturaajan anatomiaan.</p> <p>Tutkituilla ilveksillä oli vahvat eturaajaa eteen- ja taaksepäin liikuttavat lihakset, voimakkaat rotaatiolihakset sekä hyvin kehittyneet peukaloa liikuttavat lihakset. Nämä muutokset viittaavat ilveksen eturaajan adaptioon suurten eläinten saalistamiseen. Tutkittujen ilvesten eturaajan luiden anatomia taas viittasi pienempien eläinten saalistamiseen. Näiden tulosten perusteella ilveksellä on hypoteesin mukaisesti sekä suurten että pienten eläinten saalistamiseen viittaavia muutoksia eturaajojen anatomiaansa.</p> <p>Eturaajojen lihaksia tarkemmin tutkimalla voidaan siis saada selville merkittävämpiä eroja kuin pelkästään luiden anatomiaa tutkimalla. Lihasten painojen ja kiinnityskohtien perusteella voidaan selvittää myös eläinlajikohtaisia eroja lihaksien voimakkuuksissa.</p>			
Avainsanat - Nyckelord - Keywords eturaaja, kissaeläin, koiraeläin, toiminnallinen anatomia, ilves,			
Säilytyspaikka - Förvaringställe - Where deposited HELDA – Helsingin yliopiston digitaalinen arkisto			
Työn johtaja (tiedekunnan professori tai dosentti) ja ohjaaja(t) - Instruktör och ledare - Director and Supervisor(s) Professori Antti Iivanainen (johtaja) Dosentti Juha Laakkonen (ohjaaja)			

SISÄLLYS

SANASTO	1
1 JOHDANTO	2
2 KIRJALLISUUSKATSAUS	3
2.1 Yleistä kissa- ja koiraeläimistä	3
2.2 Painon merkitys eturaajan morfologiaan	4
2.2.1 Saalistajan koko	4
2.2.2 Saaliin koko	5
2.3 Koiraeläinten eturaajan anatomiaan vaikuttavat tekijät	7
2.3.1 Koiraeläinlajien väliset erot	9
2.4. Kissaeläinten eturaajan anatomiaan vaikuttavat tekijät.....	11
2.4.1 Eturaajan merkitys kissaeläimille.....	11
2.4.2 Kissaeläinten väliset erot	12
2.4.3 Gepardi erikoistapauksena	15
2.5 Kynnet.....	16
2.6 Ilves.....	17
3 AINEISTO JA MENETELMÄT	18
4 TULOKSET	23
4.1 Kiinnityslihakset.....	23
4.2 Olkanivelen lihakset.....	24
4.3 Kyynärnivelen lihakset.....	26
4.4 Rotaatiolihakset.....	27
4.5 Karpaalinivelen ja varpaiden lihakset.....	28
5 POHDINTA	30
6 LÄHDELUETTELO.....	35

SANASTO

Kirjallisuuskatsauksessa ja tutkimuksessa käytettyjä termejä selityksineen.

Termi	Selitys
Musculus (m.)	Lihäs
Musculi (mm.)	Lihakset
Origo	Lihaksen alkukohta
Insertio	Lihaksen kiinnittymiskohta
Lateraalinen	Kauempana keskiosasta
Mediaalinen	Lähempänä keskiosaa
Kraniaalinen	Päänpuoleinen
Kaudaalinen	Hännänpuoleinen
Proksimaalinen	Lähellä vartaloa
Distaalinen	Kaukana vartalosta
Dorsaalinen	Selänpuoleinen
Posteriorinen	Takana
Kursoriaalinen	Eläin, joka on erikoistunut maalla juoksemiseen
Terrestriaalinen	Eläin liikkuu maalla, mutta voi satunnaisesti uida, kiivetä tai kaivaa
Skansoriaalinen	Eläin, joka kiipeilee puissa. Ei saalista puissa olevia eläimiä, mutta voi saalistaa maassa olevia eläimiä puista käsin
Arboreaalinen	Eläin, joka kiipeilee ja saalistaa puissa

1 JOHDANTO

Lihansyöjien eturaajalla on monia eri tehtäviä. Eturaaja kannattelee eläimen vartaloa ja tekee tasaisen etenemisen mahdolliseksi (Ewer 1973). Tämän lisäksi eturaajaa käytetään muun muassa kaivamiseen, uimiseen ja kiipeämiseen (Ewer 1973). Kissa-eläimillä eturaajalla on myös tärkeä merkitys saalistamisessa (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Eturaajan luiden morfologisia eroja käytetäänkin selvittämään sukupuuttoon kuolleiden eläinten käyttäytymistä sekä liikkumistapoja (Van Valkenburgh 1987, Samuel ym. 2013, Janis & Figueirido 2014, Meloro & Loys 2015, Martin-Serra ym. 2016). Tämän takia täytyy tietää olemassa olevien eläinten eturaajan anatomiaa. Nykyään elävien eläinten anatomian tuntemus on tärkeää, jotta voidaan ymmärtää niiden lajityypillistä käyttäytymistä. Kirjallisuuskatsauksessa perehdyn kissa- ja koira-eläinten eturaajan anatomisiin eroihin sekä niihin vaikuttaneisiin tekijöihin tieteellisten artikkeleiden ja muun kirjallisuuden avulla.

Kissa- ja koira-eläinten eturaajan luuston anatomiaa on tutkittu runsaasti (mm. Hopwood 1945, Van Valkenburgh 1978, Janis & Figueirido 2014, Martin-Serra ym. 2014). Luiden paksuudesta voidaan päätellä niiden kestävyyttä eri voimille, kuten taipumiselle (Lanyon & Rubin 1985). Luista voidaan päätellä myös lihaksiston anatomiaa ja toimintaa, sillä luiden ulokkeet toimivat lihasten kiinnityskohtina. Ulokkeet kehittyvät, kun niihin kohdistuu jatkuvaa rasitusta lihasten supistuessa (Lanyon & Rubin 1985). Eri lajien erikoistuminen tiettyyn liikkumismuotoon tai saalistustapaan, johtaa toisten lihasten kehittymisen voimakkaammaksi kuin toisten (Samuels ym. 2013). Lihasten voimistuessa niiden aiheuttama rasitus luuhun kasvaa, jolloin luiden ulokkeet kehittyvät suuremmiksi (Lanyon & Rubin 1985). Näin luista voidaan päätellä lihasten voimakkuuksien eroja eri lajeilla. Vain harvalta kissa- tai koira-eläimeltä on kuitenkaan selvitetty tarkkaan niiden eturaajan lihasten anatomiaa dissektiolla. Tällä tavalla saadaan selville eri lajien mahdollisia yksityiskohtaisia eroavaisuuksia lihasten anatomiaassa, sekä todelliset erot lihasten voimakkuuksista lihasmassojen perusteella.

Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää ilveksen eturaajan lihasten anatomia sekä verrata sitä kirjallisuuskatsauksessa käsiteltyjen aiempien tutkimusten löydöksiin. Ilves on Suomen ainoa luonnonvarainen kissaeläin. Se metsästää sekä itseään pienempää

että suurempaa saalista (Mattison ym. 2011). Lisensiaatintutkielman hypoteesina oli, että ilveksen eturaajan lihasten anatomiassa on nähtävissä piirteitä sekä pienien että suurien eläinten saalistamiseen.

2 KIRJALLISUUSKATSAUS

2.1 Yleistä kissa- ja koiraeläimistä

Kissaeläimet (*Felidae*-heimo) ja koiraeläimet (*Canidae*-heimo) kuuluvat petoeläinten (*Carnivora*) lahkoon (Macdonald 2007). Kissaeläimiin kuuluvia lajeja on muun muassa villit kissat, oselotti, servaali, ilvekset, puuma, gepardi ja leijona (Macdonald 2007). Koiraeläimiin kuuluvia lajeja on muun muassa sudet, ketut, sakaali, supikoira ja kesytetty koira (Macdonald 2007). Koiraeläinten ravinto koostuu pääasiassa lihasta, mutta ne voivat syödä myös muutakin kuten kasvillisuutta (Ewer 1973). Kissaeläimet taas ovat täysin lihansyöjiä (Ewer 1973). Koiraeläimet ovat tyypillisesti keskikokoisia petoeläimiä ja ne ovat sopeutuneet nopeaan ja tehokkaaseen juoksuun suhteellisen avoimessa maastossa (Ewer 1973). Kissaeläimet taas elävät monipuolisemmassa ympäristössä ja harvoin täysin aavoilla alueilla. Kissaeläimet elävät tyypillisesti maastossa, jossa on puita kuten metsissä (Ewer 1973). Kissaeläimet myös kiipeilevät koiraeläimiä enemmän (Macdonald 2007).

Kissaeläinten saalistaessa, ne yleensä vaanivat saalista ennen sen kimppuun hyökkäämistä (Kitchener ym. 2010). Jotkut kissaeläimet saalistavat puussa eläviä eläimiä tai puusta käsin maalla olevaa saalista (Kitchener ym. 2010). Kissaeläimet käyttävät eturaajojaan saaliin kaatamisessa, kiinnipitämisessä sekä asettelussa ennen kuolettavaa puremaa (Gonyea 1978). Kissaeläimet saalistavat yleensä yksin, kun taas koiraeläimet saalistavat useammin laumassa (Carbone ym. 2007). Koiraeläimet jahtaavat saalista juosten ennen sen tappamista puremalla (Ewer 1973). Koiraeläimet eivät siis käytä eturaajojaan saaliin kaatamiseen tai kiinnipitämiseen, vaan eturaajan päätehtävä on liikuttaa eläintä.

2.2 Painon merkitys eturaajan morfologiaan

2.2.1 Saalistajan koko

Petoeläimen ja sen saaliin koolla on merkitystä eturaajan morfologiaan. Ruumiin paino on yksi tärkeimmistä eturaajojen luihin vaikuttavista tekijöistä, koska eturaajoille tulee suurin osa ruumiinpainosta (Martin-Serra ym. 2014). Koiraeläimien painot vaihtelevat eri lajien välillä huomattavasti vähemmän kuin kissaeläimillä. Koiraeläimien paino on 1–75 kg välillä, kun taas kissaeläimillä 1–300 kg välillä (Macdonald 2007). Suuret eläimet tarvitsevat vahvemmat raajojen luut, jotta ne kestäisivät suuremman painon aiheuttaman taakan raajoille (Martin-Serra ym. 2014). Koiraeläimillä eturaajojen luut ovatkin yleensä sirompia ja ohuempia kuin kissaeläimillä, mutta tämä voi liittyä myös edellä käsiteltävään koiraeläinten liikkumistapaan. Kissaeläimillä niiden koon kasvaessa eturaajojen pituus lyhenee (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Tästä on mekaanista etua niiden pitäessä saaliista kiinni sekä kiipeilyssä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Lapaluu on leveämpi kissaeläinten koon kasvaessa ja suuremmilla kissaeläimillä on kaudaalisesti laajempi *fossa infraspinata* eli lapaluun harjanteen viereinen kuoppa (Zhang ym. 2012). Tämä viittaa siihen, että suuremmilla kissaeläimillä on enemmän lihasmassaa ylläpitämään olkanivelen asentoa eläimen liikkeessä (Zhang ym. 2012).

Cuff ym. (2016) tutki lihasten painon muuttumista kissaeläimen koon kasvaessa. Cuff ym. (2016) havaitsivat osan eturaajan muuhun ruumiiseen liittävästä kiinnityslihaksesta (kuten *musculus latissimus dorsi* ja *m. trapezius*) olevan suuremmilla kissaeläimillä suhteessa painavammat kuin pienemmillä (Cuff ym. 2016). Lisäksi osalla kiinnityslihaksesta (*m. latissimus dorsi*, *m. trapezius* ja *m. serratus ventralis*) lihassolukimput olivat lyhempiä suuremmilla kissaeläimillä (Cuff ym. 2016). Tämä voi viitata siihen, että nämä lihakset supistuvat hitaammin ja voivat täten tukea toiminnallaan proksimaalista eturaajaa suuremmilla kissaeläimillä (Cuff ym. 2016). Kissaeläimen koon kasvaessa, niiden eturaajan kiinnityslihakset voimistuvat oletettavasti tukemaan eläimen suurempaa kehon painoa (Cuff ym. 2016). Cuff ym. (2016) tutkimuksessa olkaniveltä koukistava *m. infraspinatus* ei kuitenkaan ollut suurempi eläimen koon kasvaessa, mitä olisi voinut olettaa Zhang ym. (2012)

tutkimuksen perusteella. Varpaita ojentava *m. extensor digitorum communis* ja kyynärvartta ulospäinkiertävä *m. brachioradialis* olivat myös painavammat suuremmilla kissaeläimillä (Cuff ym. 2016). Nämä lihakset osallistuvat saaliiseen tarttumiseen (Cuff ym. 2016). Suuremmilla kissaeläimillä näiden lihasten merkitys lisääntyy saaliin koon kasvaessa suuremmaksi ja kissaeläimen joutuessa taistelemaan suurempia saaliseläimiä vastaan (Cuff ym. 2016).

2.2.2 Saaliin koko

Petoeläimet voidaan jakaa kahteen luokkaan niiden saaliskoon perusteella. Pienemmät petoeläimet saalistavat yleensä itseään pienempää saalista, kun taas suuremmat petoeläimet saalistavat itseään suurempaa saalista (Carbone ym. 1999, Carbone ym. 2007). Carbone ym. (1999, 2007) mukaan pienempiä eläimiä saalistavat painaisivat alle 15 kg. Petoeläimen painaessa yli 14,5–21 kg suurempien eläimien saalistaminen voi olla sille energiatehokkaampaa (Carbone ym. 2007). Suuren petoeläimen on kannattavampaa siirtyä saalistamaan suurempia eläimiä, sillä tällöin saaliista saadaan myös enemmän energiaa (Carbone ym. 2007). Pienempien lihansyöjien ei siis kannata saalistaa suuria eläimiä, koska saalistamiseen kuluisi liikaa energiaa sen tarpeisiin nähden (Carbone ym. 2007). Tämä jaottelu on nähtävissä sekä kissa- että koira-eläimillä, vaikka niiden ekologiset, morfologiset ja taksonomiset erot ovat suuria (Carbone ym. 2007).

Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) tutkivat kissaeläinten kohdalla jaottelua saaliin koon perusteella ja sen vaikutusta eturaajan morfologiaan. Tutkimuksen perusteella alle 15 kg painavat kissaeläimet saalistavat itseään pienempiä eläimiä ja yli 25 kg painavat saalistaisivat itseään suurempia eläimiä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). 15–25 kg painavat kissaeläimet voivat saalistaa sekä itseään pienempää että suurempaa saalista (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Suuria eläimiä saalistavilla kissaeläimillä eturaajan luut olivat vahvempia verrattaessa pienempiä eläimiä saalistavilla (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Eturaajoihin kohdistuu voimakasta kiertymistä ja stressiä kissaeläimen pitäessä kiinni suurta rimpuilevaa saalista ennen kuolettavaa puremaa, ja vahvemmat luut parantavatkin eturaajan kestävyyttä näitä voimia vastaan (Meachen-Samuels & Van

Valkenburgh 2009). Olkaluun epikondylukset eli sivunastat olivat kehittyneemmät suurilla eläimillä saalistavilla kissaeläimillä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Kehittyneemmät epikondylukset mahdollistavat siitä lähtevien lihasten laajemmat kiinnityskohdat (origot) ja täten myös suuremmat ja voimakkaammat lihakset (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Olkaluun epikondyluksista lähtee rannetta stabiloivia lihaksia kuten *m. pronator teres*, *m. extensor carpi radialis* ja *m. flexor carpi ulnaris* sekä varpaiden koukistajia ja ojentajia kuten *m. extensor digitorum lateralis*, *m. flexor digitorum superficialis* ja *m. flexor digitorum profundus* (Dyce ym. 2010). Nämä ovat tärkeitä kissaeläimen tarttuessa saaliiseen ja pidellessä siitä kiinni (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Suurempia eläimiä saalistavilla kissaeläimillä oli lisäksi leveämpi olkaluun distaalinen nivelpinta, pidempi olecranon eli kyynärlisäke kyynärluussa sekä leveämmät tassut (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Olkaluun laajempi nivelpinta stabiloi kyynärniveltä sivuliikkeissä (Gonyea 1978, Andersson 2004). Pidempi olecranon mahdollistaa sen, että suurempi kyynärniveltä ojentava *m. triceps brachii* voi kiinnittyä luuhun (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Lihaksen suurentuminen lisää voimia, joilla kissaeläin työntää saaliin maahan ja pitää sitä paikallaan (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Leveämmillä tassuilla kissaeläimet saavat vahvemman ja tasaisemman otteen saaliista (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) tutkimuksen mukaan pieniä eläimiä saalistavilla kissaeläimillä eturaajan varttinä- ja kyynärluu olivat suhteessa pidemmät kuin suurta saalista saalistavilla. Tämän oletetaan parantavan eläimen nopeutta ja vauhtia, mitkä ovat tärkeitä tekijöitä pienten ja vikkeliä eläimien saalistamisessa (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Pientä ja suurta saalista saalistavilla kissaeläimillä luun muutokset olivat pieniä eläimiä saalistavien ja suurilla eläimillä saalistavien muutosten välillä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Näillä oli kuitenkin havaittavissa eturaajoissa vahvemmat metakarpaaliluut eli kämmenluut (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Tämän muutoksen ajateltiin olevan pienempien kissaeläinten adaptio suuremman eläimen

manipulaatioon saalistuksessa ilman, että luiden morfologiset muutokset vaikuttaisivat eläimen liikkumiseen ja nopeuteen (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) vertasivat kissaeläimistä saatujaan tuloksia koiraeläimiin. Koiraeläimillä on pidemmät ja sirommat jalat kuin kissaeläimillä, ja koiraeläimillä luiden vahvuus lisääntyykin vain tukemaan koiraeläimen suuremman ruumiinpainon aiheuttamaa taakkaa (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Saaliin koolla ei siis ollut merkitystä koiraeläinten raajojen morfologiassa. Kissaeläimillä saaliin koko siis vaikuttaa enemmän eturaajojen morfologiaan kuin niiden liikkumistapa (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

2.3 Koiraeläinten eturaajan anatomiaan vaikuttavat tekijät

Kuten aiemmin todettiin, koiraeläimillä yksi suurimmista eturaajan morfologiaan vaikuttavista tekijöistä on niiden saalistustapa, jossa eläin liikkuu pitkiäkin matkoja päivittäin. Eläinten liikkumistapoja on jaoteltu eri tavoilla eri tutkimuksissa. Esimerkiksi Samuel ym. (2013) jaotteli petoeläinten liikkumisen kuuteen eri muotoon, kun taas Van Valkenburgh (1987) jaotteli liikkumisen neljään eri muotoon. Koiraeläimet jaotellaan näissä yleensä terrestriaaliseen tai kursoriaaliseen muotoon (Van Valkenburgh 1987, Samuel ym. 2013, Martin-Serra ym. 2014). Terrestriaalisessa muodossa eläin liikkuu ja saalistaa pääasiassa maalla, mutta se voi satunnaisesti tehdä muutakin kuten kaivaa, uida tai kiivetä (Samuel ym. 2013). Kursoriaalisessa muodossa eläin liikkuu ja saalistaa maalla liikkuen päivässä pitkiäkin matkoja (Samuel ym. 2013). Koiraeläimistä yleensä pienemmät lajit ovat terrestriaalisia, kun taas esimerkiksi harmaasusi ja kojootti ovat kursoriaalisia (Samuel ym. 2013). Koiraeläimillä on myös yleisesti heikompi eturaajan rotaatio- ja lähennyskyky kuin kissaeläimillä, sillä ne eivät käytä eturaajojaan saaliin käsittelyyn.

Kursoriaalisilla eläimillä raajojen luut ovat yleensä sirommat ja pidemmät kuin muilla liikkumismuotojen eläimillä (Samuel ym. 2013, Martin-Serra ym. 2014). Pidemmät luut lisäävät askeleen pituutta (Martin-Serra ym. 2014). Sirot eturaajat taas vähentävät raajan inertiaa ja sallivat näin raajan nopeampaa liikettä suuremmassa vauhdissa (Samuel ym. 2013). Nämä tekijät vähentävät kursoriaalisilla eläimillä liikkumiseen

kuluvan energian tarvetta, mikä on tärkeää erityisesti päivittäin pitkiä matkoja kulkevilla koiraeläimillä (Martin-Serra ym. 2014).

Kursoriaalisilla eläimillä lapaluu on pitkä ja kapea, minkä oletetaan pidentävän askeleen pituutta (Ewer 1973). Kursoriaalisilla on lapaluussa pienempi acromion eli olkalisäke (Janis & Figueirido 2014). Acromioniin kiinnittyy muun muassa *m. deltoideus*, joka olkanivelen koukistamisen lisäksi tukee eturaajaa rotaatio- ja loitonnuksiliikkeissä (Dyce ym. 2010). Kursoriaalisilla eläimillä ei ole tarvetta kiertoliikelle, joten acromion voi mahdollisesti olla tämän takia pienempi. Kursoriaalisilla on lapaluussa myös suurempi *processus coracoideus* eli korppiluun jäännös sekä olkaluussa suurempi *tuberculum majus* (Janis & Figueirido 2014). Näihin kohtiin liittyvät olkaniveltä ojentavat *m. coracobrachialis* ja *m. supraspinatus* sekä olkaniveltä koukistava *m. infraspinatus* (Dyce ym. 2010). Näiden lihasten suurempi voima voi parantaa olkanivelen stabilisaatiota nopeassa liikkeessä (Janis & Figueirido 2014). Lisäksi *m. supraspinatus* voi voimistuessaan parantaa sen toimintaa olkaluun eteenpäin viennissä eläimen liikkeessä (Spoor & Badoux 1986).

Koiraeläimillä kyynärniveli on saranamainen (Andersson 2004). Tämä vähentää niiden kykyä kiertää kyynärää lateraalisesti rajoittaen nivelen liikettä vain eteen- ja taaksepäin (Andersson 2004). Kyynärnivelessä olkaluun distaalisessa päässä on lyhempi *trochlea* eli niveltela, syvempi laatikkomainen *capitulum* eli väärtinänasta sekä syvempi proksimaalinen nivelpinta, mitkä viittaavat raajan rajoittuneempaan liikkeeseen (Janis & Figueirido 2014). Lisäksi koiraeläinten kyynärnivelen kollateraalligamenttien vahvuudet ja anatomia eroavat kissaeläinten ligamenteista vähentäen kyynärnivelen rotaatiota ja tehden nivelestä jäykemmän (Dyce ym. 2010, Engelke 2010). Muutokset kyynärnivelessä parantavat sen tehokkuutta edestakaisessa liikkeessä, mikä puolestaan tehostaa juoksuliikettä (Martin-Serra ym. 2016). Koiraeläimillä rotaatioliuksista kyynärvartta ulospäinkiertävä *m. brachioradialis* on erittäin heikko tai puuttuu kokonaan, kun taas kissoilla se on melko hyvin kehittynyt (Dyce ym. 2010). Koiraeläimillä on myös kohtuullisen pitkä ja kaudaalisesti sijoittunut kyynärluun olecranon (Martin-Serra ym. 2014). Kaudaalisesti sijoittunut olecranon viittaa eturaajan suurempaan asentoon (Janis & Figueirido 2014).

Yleisesti kursoriaalisilla nisäkkäillä distaaliset raajojen luut ovat pidempiä suhteessa proksimaalisiin raajojen luihin, mutta petoeläimillä tämä ero ei ole huomattavan suuri verrattaessa niitä esimerkiksi kavia- ja sorkkaeläimiin (Ewer 1973). Tämä johtuu siitä, että eturaajoilla on myös muutakin käyttöä kuin pelkästään liikkuminen kuten kaivaminen ja kiipeäminen (Ewer 1973). Kursoriaalisten metakarpaalit ovat kuitenkin pidemmät sekä sijoittuneet lähemmäksi toisiaan, kuin esimerkiksi kiipeilevillä eläimillä (Ewer 1973). Näin ne kestävät askeltamisesta johtuvia tärähdyksiä paremmin (Ewer 1973). Terrestriaalisilla luuston muutokset ovat kursoriaalisten ja puissa kiipeilevien eläinten välissä (Samuel ym. 2013). Terrestriaaliset käyttävät eturaajojaan monen tyyppisessä liikkeessä kuten kaivamisessa, mutta ne eivät ole erikoistuneet mihinkään tiettyyn muotoon (Samuel ym. 2013). Tällöin eturaajan morfologiakin on monimuotoisempi.

2.3.1 Koiraelainlajien väliset erot

Koiraeläimiä on yli 70 lajia, mutta koiraeläimet ovat anatomialtaan keskenään hyvin samankaltaisia (Hildebrand 1952). Koiraeläimien pääkallon ja hampaiden morfologiaa on verrattu keskenään ja tutkittu paljon (Hildebrand 1952). Eturaajan anatomiassa ei ole huomattavia eroja eri koiralajien välillä tai niitä ei ole tutkittu yhtä kattavasti kuin kissaeläimillä. Eturaajasta on kuitenkin löydetty joitain eroavaisuuksia eri lajien välillä. Kursoriaalisilla koiraelainlajeilla eturaaja on pidempi kuin terrestriaalisilla lajeilla (Hildebrand 1952). Kiipeilevillä koiraeläimillä, kuten harmaaketulla, on myös eturaajassa enemmän kiertoliikettä kuin muilla koiraeläimillä (Ewer 1973).

Koirarotujen ja villien koiraeläimien eturaajan anatomiassa on myös havaittu eroavaisuuksia. Koirarodut ovat erittäin moninaisia kooltaan ja muodoiltaan verrattaessa villeihin koiraeläimiin (Wayne 2001). Koiraroduilla eturaajan luut ovat leveämmät kuin villeillä samankokoisilla koiraeläimillä (Wayne 1986). Koirat saavat mahdollisesti parempaa ravintoa, mikä voi vaikuttaa luiden kokoon (Wayne 1986). Muita luiden kokoeroon vaikuttavia tekijöitä voi olla jalostus ja liikkumistapa (Wayne 1986).

Pienillä ja keskikokoisilla roduilla on pidempi lapaluu kuin vastaavankokoisilla villeillä koiraeläimillä (Wayne 1986). Lisäksi pienillä roduilla oli suhteessa suurempi kyynärluun

olecranon sekä pidemmät metakarpaalit kuin villeillä koiraeläimillä (Wayne 1986). Keskikokoisilla ja suuremmilla roduilla oli taas lyhemmät metakarpaalit kuin villeillä samankokoisilla koiraeläimillä (Wayne 1986). Nämä morfologiset muutokset voisivat liittyä eläinten eroihin liikkumisessa, mutta toisaalta genetiikalla ja jalostuksella voi myös olla merkitystä (Wayne 1986). Esimerkiksi suurempi olecranon viittaa yleensä voimakkaampaan kyynärniveltä ojentavaan *triceps brachii* -lihakseen ja vastaavanlainen olecranonin suurentuminen oli havaittavissa kissaeläimen koon kasvaessa (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Onkin mielenkiintoista arvioida, onko pienemmillä koiraroduilla tarvetta voimakkaammalle *triceps brachii* -lihakselle kuin villeillä koiraeläimillä. Oletettavasti kuitenkin koirarotujen genetiikalla ja jalostuksella on ollut enemmän vaikutusta raajojen anatomiaan. Lisäksi pienet aikuiset koirarodut muistuttavat eturaajan luustoltaan nuoria kasvuikäisiä suuria koirarotuja (Wayne 1986). Nuorilla koirilla oli vain leveämmät luut kuin pienillä koiraroduilla (Wayne 1986). Suuret koirarodut siis muistuttavat eturaajan morfologialtaan läheisesti samankokoisia villejä koiraeläimiä, kun taas pienet rodut ovat ainutlaatuisia sekä jopa pentumaisia eturaajan anatomialtaan verrattaessa muihin rotuihin ja villeihin koiraeläimiin (Wayne 2001).

Koirarotujen välisiä eroavaisuuksia raajojen anatomiasa on myös tutkittu. Kemp ym. (2005) sekä Pasi ja Carrier (2003) tutkivat juoksemiseen jalostettujen koirien raajojen anatomisia ja toiminnallisia eroja taistelemiseen jalostettujen koirien raajiin. Juoksijaroduksi tutkimuksissa valittiin vinttikoiria ja taistelijaroduksi pitbull. Pitbulleilla raajojen proksimaaliset luut (olkaluu ja varttinäluu) olivat pyöreämpiä, luu oli pehmeämpää ja ne kestivät suurempia voimia ennen kuin ne murtuivat (Kemp ym. 2005). Vinttikoirilla raajojen proksimaaliset luut olivat taas jäykempiä ja hauraampia (Kemp ym. 2005). Koiran taistellessa raajiin tulee voimia useasta eri suunnasta ja voimien suunta on vaihtelevampi kuin eläimen juostessa (Kemp ym. 2005). Tämän lisäksi pitbullien pyöreämmät luut mahdollistavat suuremmat lihasten kiinnittymiskohdat, jolloin myös lihasten koko voi olla suurempi (Kemp ym. 2005). Taistelevilla koirilla luiden suurempi kestävyys ennen niiden murtumista voi tehostaa taistelusta aiheutuvien voimien sietämistä (Kemp ym. 2005). Vinttikoirilla oli vähemmän lihasmassaa distaalisesti raajoissa kuin pitbulleilla (Pasi & Carrier 2003). Pienempi lihasmassa vinttikoirilla vähentää raajojen rotationaalista inertiaa eläimen liikkuesssa, jolloin

raajojen vauhtia voidaan nopeuttaa energiatehokkaammin (Pasi & Carrier 2003). Pitbullien taisteluissa on taas tärkeää nopeat kiihdytykset, kääntyilyt, tasapainon hallinta ja vastustajan käsittely, mihin tarvitaan suhteellisen vahvoja raajojen distaalisia lihaksia (Pasi & Carrier 2003).

2.4. Kissaeläinten eturaajan anatomiaan vaikuttavat tekijät

2.4.1 Eturaajan merkitys kissaeläimille

Kissaeläimet käyttävät eturaajaansa monipuolisemmin kuin koiraeläimet liikkueessaan ja saalistaessaan. Tämän takia on vaikea erottaa, mitkä eturaajan muutoksista koskevat vain liikkumismuodon eroavaisuutta ja mitkä taas liittyvät vaanivaan saalistustapaan. Esimerkiksi kiipeämisessä käytetään samoja lähentäjälihaksia kuin kissaeläinten saalistaessa (Spoor & Badoux 1986).

Kissaeläinten välillä liikkumistavoissa on enemmän variaatiota kuin koiraeläimillä, ja pääasiassa kissaeläimet eivät ole kursoriaalisia liikkujia (Samuel ym. 2013). Kissaeläimet ovat tyypillisesti arboreaalisia, skansoriaalisia tai terrestriaalisia liikkujia. Arboreaaliset eläimet, kuten puuleopardit, elävät ja saalistavat säännöllisesti puissa (Samuel ym. 2013). Skansoriaaliset eläimet, kuten puumat, pystyvät kiipeämään puihin, mutta ne eivät pääsääntöisesti saalista puissa vaan maalla (Samuel ym. 2013). Leijonat ovat taas esimerkki terrestriaalisesta kissaeläinlajista, jotka vaanivat saalistaan maassa (Samuel ym. 2013). Kissaeläimistä gepardi voidaan kuitenkin lukea kursoriaalisiin eläimiin sen jahtaavan saalistustavan vuoksi (Samuel ym. 2013).

Kissaeläinten saalistaessa ne yleensä ensin vaanivat eläintä matalaksi kyyristyneenä ja lähestyvät sitä hitaasti (Kitchener ym. 2010). Lopulta kissaeläimet hyökkäävät saaliin kimppuun yllättäen sen, eivätkä ne tällöin joudu jahtaamaan saalista yleensä pitkään (Kitchener ym. 2010). Tällä tavoin erityisesti suuret kissaeläimet välttävät ylimääräistä energiankulutusta (Williams ym. 2014). Williams ym. (2014) havaitsivat tutkimuksessaan, että puumat jopa kalibroivat niiden syöksähdyksen voimakkuuden saaliin painosta riippuen energiansäästämiseksi. Kissaeläimet käyttävät kierto liikettä eturaajoissaan ja upottavat kyntensä saaliiseen sen pysäyttämiseksi ennen kuin ne tappavat saaliin puremalla sitä yleensä kaulaan (Gonyea 1978). Näiden syiden takia

kissaeläinten eturaajan on oltava liikkuvampi kuin koiraeläimillä. Eturaajan manuaalinen manipulaatio ja tehokas liikkuminen ovat kuitenkin vastavaikuttajia keskenään (Andersson 2004). Tällöin siis raajan taipuisuus ja rotaatio heikentävät liikkumiseen parantavia muutoksia (Iwanauk ym. 2000, Andersson 2004). Tarkkuutta ei tarvita kissaeläinten käyttäessä eturaajaa saalistuksessa, vaan liikkeiden tulee olla nopeita ja kiivaita (Iwanauk ym. 2000).

2.4.2 Kissaeläinten väliset erot

Kiipeilevät kissaeläimet tarvitsevat eturaajoissaan enemmän kiertoliikettä sekä eturaajan loitonnutta ja lähennystä (Ewer 1973). Metsässä asuvien suurien kissaeläinten eturaajat ovat lyhempiä verrattaessa avoimessa maastossa eläviin kissaeläimiin (Gonyea 1976). Puissa elävillä eläimillä on koukkuisemmat kynnet ja pidemmät varvasluut (Van Valkenburgh 1987, Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009, Samuel ym. 2013). Nämä muutokset parantavat eläimen kykyä tarttua puuhun (Samuel ym. 2013). Puissa kulkevilla kissaeläimillä on myös lyhemmät distaaliset raajat eli lyhempi vääntinluu verrattuna olkaluuhun, mikä lisää eturaajan koukistajien ja ojentajien mekaanisia hyötyjä tehostaen kiipeämistä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Lisäksi lyhemmät raajat alentavat eläimen painopistettä, jolloin eläimen kulkiessa oksilla tasapainottelu helpottuu (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Erityisesti kiipeilevillä kissaeläimillä lapaluu on leveämpi ja viuhkamaisempi kuin kursoriaalisilla eläimillä (Hopwood 1945, Ewer 1973). Hopwood (1945) vertaili leopardin, leijonan ja gepardin lapaluuta keskenään ja havaitsi, että puihin kiipeilevällä leopardilla *serratus ventralis* -lihaksen kiinnitys lapaluuhun oli leveämpi kuin gepardilla. Gepardilla taas lihaksen kiinnitys lapaluuhun oli erittäin syvä, mutta kapea (Hopwood 1945). *Serratus ventralis* -lihas on yksi eturaajan vahvimista kiinnityslihaksista ja se toimii kehon kannattajalihasena sekä vetää eturaajaa eteen- ja taaksepäin (Dyce ym. 2010). Leopardin *serratus ventralis* -lihaksen leveämpi kiinnityskohta lapaluuhun mahdollistaa tehokkaampaa eturaajan lähennystä sen kiipeillessä (Hopwood 1945). Gepardilla lihaksen kapeampi ja syvämpi kiinnitys voi edistää eturaajan edestakaisin liikettä eläimen juostessa (Hopwood 1945). Leijonalla *serratus ventralis* -lihaksen kiinnityskohta lapaluuhun oli leopardin ja gepardin liitosten välimuoto (Hopwood 1945).

Hopwood (1945) tutkimuksen mukaan puihin kiipeilevällä leopardilla oli paremmin kehittyneet rotaatiolihashasten luuliitokset ja täten olettavasti voimakkaammat rotaatiolihakset kuin maassa kulkevalla leijonalla. Lisäksi leopardilla varpaiden ja ranteen koukistajat olivat paremmin kehittyneet kuin leijonalla tai gepardilla (Hopwood 1945). Koukistajat ja rotaatiolihakset ovat tärkeitä eläimen kiivetessä puuhun, joten ne voivat olla tämän takia kehittyneemmät leopardilla (Hopwood 1945). Hopwood (1945) otti huomioon tutkimuksessaan vain eläinten liikkumistavan merkityksen, eikä huomioinut saalistustavan merkitystä. Leopardit saalistavat yksin, kun taas leijonat voivat saalistaa pareittain tai laumassa (Macdonald 2007). Leopardi saattaa joutua siis käyttämään enemmän kiertolihasia sen pidellessä saalista yksin kiinni.

Saalista vaanivilla kissaeläimillä eturaajojen luut ovat vahvemmat kuin saalista enemmän jahtaavilla kissaeläimillä (Martin-Serra ym. 2016). Luiden vahvuus tuo tukeaa raajan monipuoliselle käytölle eläimen kääntyessä, kiihdyttäessä, hidastaessa ja pitäessä kiinni saaliista (Martin-Serra ym. 2016). Kissaeläimillä lapaluun acromion sekä *processus suprahamatus* ovat hyvin kehittyneitä (Janis & Figueirido 2014, Martin-Serra ym. 2014). *Musculus deltoideus* kiinnittyy näihin ulokkeisiin (Dyce ym. 2010). Tämä voi korostaa *deltoideus*-lihaksen rotaatio- ja loitonnuksliikkeitä tukevaa toimintaa eläimen liikkuesssa (Dyce ym. 2010, Martin-Serra ym. 2014). Vaanivilla kissaeläimillä olkaluun epikondylukset ovat suuret (Janis & Figueirido 2014, Martin-Serra ym. 2016). Epikondyluksista lähtee varpaita koukistavat ja ojentavat lihakset, joiden laajempi kiinnityskohta viittaa suurempiin lihaksiin (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009, Janis & Figueirido 2014). Erityisesti kehittyneemmät koukistajat ovat tärkeitä kissaeläimen ottaessa saaliin kiinni (Martin-Serra ym. 2016). Kuten aiemmin on mainittu, epikondylukset olivat myös laajemmat itseään suurempia eläimiä saalistavilla kissaeläimillä (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Suuret kissaeläimet saalistavatkin usein vaanien, joten on vaikea erottaa ovatko olkaluun epikondylukset suuret saaliin koon vuoksi vai vaanivan saalistustavan vuoksi. Molemmissa tapauksissa kuitenkin eturaajan voimakkaista ranteen ja varpaiden koukistajista on hyötyä kissaeläimelle.

Erityisesti suurilla kissaeläimillä kyynärnivele on leveämpi ja liikkuvampi kuin koira-eläimillä (Andersson 2004). Olkaluun distaalisessa päässä on matala *trochlea*

(niveltela) sekä *capitulum* (värttinänasta), mitkä mahdollistavat eturaajan laajempaa uloskiertoa (Janis & Figueirido 2014). Värttinäluun proksimaalinen pää on pyöreämpi, mikä sallii enemmän kierto liikkeitä kyynärnivelen (Martin-Serra ym. 2016). Värttinäluun distaalinen pää on taas kovera ja litteä, mikä viittaa distaalisen eturaajan rajoittuneeseen liikkeeseen (Gonyea 1978, Martin-Serra ym. 2016). Distaalisen eturaajan rajoittunut liike voi ennaltaehkäistä nivelten sijoiltaanmeno saaliin kanssa taistellessa (Martin-Serra ym. 2016). Kissaeläimillä kyynärluun olecranon on pidempi ja kraniaalisemmin sijoittunut kuin koiraeläimillä (Martin-Serra ym. 2014). Olecraniin pystyy siis liittymään suurempi ja voimakkaampi *m. triceps brachii*, joka on tärkeä saaliin manipulaatiossa (Martin-Serra ym. 2014). Lisäksi kissaeläimillä kyynärluu on suurempi, jolloin *triceps brachii* -lihaksen toiminta tehostuu raajan ollessa koukistettuna (Martin-Serra ym. 2016). Tämä on tärkeä etu saaliin kanssa taistellessa (Iwaniuk ym. 2000, Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009, Martin-Serra ym. 2016). Vaanivilla kissaeläimillä eturaaja on myös distaalisesti lyhempi (Janis & Figueirido 2014). Suurilla kissaeläimillä on myös suhteellisesti pidempi peukalo, mikä viittaa tassun runsaaseen käyttöön saalistuksessa (Janis & Figueirido 2014)

Vaanivilla suurilla kissaeläimillä on siis voimakkaat kiinnityslihakset, tehokkaasti kiertyvät eturaajat, hyvin stabiloitu distaalinen eturaaja sekä hyvin kehittyneet varpaiden koukistajat ja ojentajat. Julik ym. (2012) vertailivat tutkimuksessaan oselotin, leijonan ja kissan eturaajojen lihaksistoa. Tutkimuksessa havaittiin kissoilla olevan heikommin kehittyneet rotaatioli hasten kiinnityskohdat luihin kuin oselotilla ja leijonalla (Julik ym. 2012). Pienien eläinten saalistajat, kuten kissa, käyttävät saalistaessaan vähemmän etujalkojaan verrattuna suurempia eläimiä saalistaviin (Julik ym. 2012). Lisäksi terrestriaalisesti liikkuvat kissat tarvitsevat vähemmän rotaatioliikkeitä liikkumiseen kuin puussa kiipeilevät oselotit (Julik ym. 2012). Kissoilla oli myös vähemmän kapasiteettia varpaiden liikuttamiseen, mikä liittyy luultavasti myös kissojen liikkumistapaan sekä saalistustekniikkaan (Julik ym. 2012). Kissoilla peukaloa liikuttavat lihakset olivat heikompia (Julik ym. 2012). Lisäksi varpaita koukistavan *flexor digitorum superficialis* -lihaksen lihastyynyistä osa oli yhdistynyt, eivätkä ne olleet erillisiä joka varpaalle toisin kuin oselotilla ja leijonalla (Julik ym. 2012).

2.4.3 Gepardi erikoistapauksena

Gepardeilla (*Acinonyx jubatus*) on kissaeläimille poikkeuksellinen eturaajan morfologia niiden saalistustavan vuoksi. Gepardit vaanivat saalistaan ensin noin 30 metrin päähän, jonka jälkeen ne lähtevät jahtaamaan sitä saavuttaen erittäin suuria nopeuksia (Macdonald 2007). Jahtaavan saalistustapansa vuoksi gepardit jaotellaan yleensä kursoriaalisiin eläimiin (Samuel ym. 2013). Gepardeilla on sirot ja pitkät eturaajat, joiden avulla se voi saavuttaa suuria nopeuksia (Martin-Serra ym. 2014). Yleensä suurilla kissaeläimillä on paksut ja vahvat luut (Martin-Serra ym. 2014). Gepardin lapaluu on kapeampi kuin muilla kissaeläimillä (Hopwood 1945). Kapea lapaluu voi pidentää askeleen pituutta ja näin tehostaa gepardin nopeutta (Ewer 1973). Gepardilla olkaluu on lateraalisesti litteämpi kuin leopardin tai leijonan, jolloin myös olkaluun *tuberositas major* on sijoittunut kraniaalisemmin (Hopwood 1945). Olkaluun *tuberositas deltoidea* on gepardilla erittäin pieni (Hopwood 1945). Siihen kiinnittyvä *m. deltoideus* voi pienen kiinnittymiskohtansa takia olla myös heikko (Hopwood 1945). *Musculus deltoideus* tukee eturaajan rotaatioliikkeitä, joten se ei luultavasti ole gepardin kursoriaalisen liikkumis- ja saalistustavan takia yhtä tärkeä kuin muilla kissaeläimillä (Hopwood 1945). Gepardilla eturaajan rotaation vähyys on havaittavissa myös heikommin kehittyneissä rotaatiolihashasten kiinnittymiskohdissa (Hopwood 1945). Gepardin kyynärnível ja karpaali- eli etupolvinível ovat saranamaisemmat kuin muilla kissaeläimillä (Hopwood 1945, Andersson 2004). Gepardilla on kehittyneemmät varpaiden ja ranteen ojentajalihasten kiinnittymiskohdat luuhun kuin leijonalla tai leopardilla (Hopwood 1945). Voimakkaammat ojentajat pitävät ranteen suorassa ja jäykkänä eläimen juostessa nopeasti (Hopwood 1945).

Hudson ym. (2011) tutkivat gepardin luiden sekä lihasten anatomiaa eturaajasta ja vertasivat löydöksiä vinttikoiraan. Lihasten kiinnitykset luihin olivat samanlaiset, mutta koirille tyypillisesti vinttikoirilta puuttui eturaajaa ulospäinkiertävä *m. brachioradialis* (Hudson ym. 2011). Gepardilla varttinäluu ja kyynärluu olivat pidemmät sekä painavammat kuin koiralla, jolloin gepardin askelpituus on myös suurempi (Hudson ym. 2011). Lisäksi monet gepardin proksimaaliset lihakset (*m. infraspinatus*, *m. supraspinatus*, *m. subscapularis* ja *m. teres major*) olivat suurempia massaltaan ja voimakkaampia kuin vinttikoiran vastaavat lihakset (Hudson ym. 2011). Nämä lihakset

saavat aikaan suuremman vääntömomentin olkaniveleen tukien sen toimintaa eläimen liikkuesssa sekä painon kannattelussa (Hudson ym. 2011). Gepardilla oli myös suurempi pinnallinen rintalihas *m. pectoralis superficialis*, jota käytetään muun muassa eläimen hidastaessa vauhtiaan (Hudson ym. 2011). Gepardin täytyykin hidastaa vauhtinsa nopeasti saatuaan kaadettua saaliinsa, jotta se pääsee tappamaan saaliin puremalla (Hudson ym. 2011). Varpaiden koukistajat ja ojentajat olivat myös suuremmat gepardilla kuin vinttikoiralla (Hudson ym. 2011). Nämä lihakset osallistuvat kynsien takaisinvetoon kuten edellä käsitellään ja ne ovatkin tärkeitä erityisesti peukalon kynnen toiminnassa.

2.5 Kynnet

Kissaeläinten ja koiraeläinten kynnet eroavat toisistaan merkittävästi. Kissaeläinten terävät kynnet ovat normaalisti sisäänvedettyinä, kun taas koiraeläinten tylpät kynnet ovat esillä jatkuvasti (Ewer 1973). Koiraeläimet käyttävät kynsiään vain liikkumisessa (Gonyea & Ashworth 1975). Kissat taas pitävät kynnet sisäänvedettyinä liikkueessaan lähes koko ajan, jolloin ne pysyvät terävinä (Gonyea & Ashworth 1975). Kissat ottavat kynnet esiin kiipeillessään, saalistaessaan sekä mahdollisesti kiihdyttäessään nopeaan juoksuun (Gonyea & Ashworth 1975).

Mahdollistaakseen kynsien sisäänvedon, kissaeläinten kynsiä koskeva anatomia onkin erilainen kuin koiraeläimillä. Kissaeläinten keskimmäisen varvasluun pää on kääntynyt lateraalisesti, jolloin kynsi mahtuu vetäytymään sen viereen (Gonyea & Ashworth 1975). Distaalisen varvasluun nivelpinta keskimmäiseen varvasluuhun on myös vinossa (Gonyea & Ashworth 1975). Tällöin distaalinen varvasluu vetäytyy vinosti keskimmäisen varvasluun viereen (Gonyea & Ashworth 1975). Koiralla varvasluut eivät ole kääntyneet ja niiden nivelpinnat ovat suorassa, joten kynsi ei edes mahtuisi vetäytyä (Gonyea & Ashworth 1975).

Kissaeläimillä kaksi dorsaalista ligamenttia pitävät kynnet sisäänvedettyinä (Gonyea & Ashworth 1975). Ligamentit kulkevat vinosti keskimmäisestä varvasluusta kynnen tyveen, jolloin ne vetävät kynnen vinosti sisään (Gonyea & Ashworth 1975). Koiraeläimillä dorsaaliset ligamentit alkavat proksimaalisemmin ja kulkevat suoraan dorsaalisesti keskimmäisestä varvasluusta kynnen tyveen (Gonyea & Ashworth 1975). Ne toimivatkin lähinnä kynttä tukevin rakenteina (Gonyea & Ashworth 1975).

Kissaeläimet saavat kynnet työnnettyä ulos, kun varpaiden syvä koukistaja *m. flexor digitorum profundus* ja varpaiden ojentajat *mm. extensor digitorum communis* ja *lateralis* supistuvat (Gonyea & Ashworth 1975).

Gepardien kynnet eroavat muiden kissaeläinten kynsistä. Gepardien peukalon kynsi on vastaavanlainen kuin muilla kissaeläimillä, mutta loput kynnet ovat taas enemmän koiraeläimille tyypillisiä (Gonyea & Ashworth 1975, Ewer 1973). Gepardilla on dorsaaliset ligamentit 2.–5. varpaissa anatomialtaan samanlaiset kuin koiraeläimillä, mutta niillä on myös vinompi ligamentti kuten kissaeläimillä (Gonyea & Ashworth 1975). Gepardin varvasluut ja niiden vinot nivelpinnat ovat myös kissaeläimille tyypilliset (Gonyea & Ashworth 1975). Gepardien koiraeläimille tyypilliset ligamentit voivat tukea varpaita gepardin juostessa kuten koiraeläimilläkin. Gepardeilla 2.–5. kynnet eivät olekaan sisäänvedettyinä vaan ne ovat koiramaisesti kuluneet tylpäksi (Gonyea & Ashworth 1975). Peukalon kynsi on kuitenkin jäänyt kissaeläimille tyypilliseksi, koska gepardi käyttää sitä saalistaessaan (Gorman & Londei 2000). Gepardit koukkaavat peukalon kynnellä saaliiseen juostuaan sen kiinni, jolloin saalis kaatuu epätasapainon vuoksi (Gorman & Londei 2000).

2.6 Ilves

Ilves (*Lynx lynx*) on 8–30 kg painava kissaeläin, joka elää tyypillisesti metsäisissä maastoissa (Macdonald 2007). Ilves saalistaa monipuolisesti erikokoisia saaliita. Skandinaviassa ilveksen on raportoitu saalistavan tyypillisesti pieniä ja keskikokoisia sorkkaeläimiä, mutta ne saalistavat säännöllisesti myös jäniksiä, lintuja ja keskikokoisia petoeläimiä kuten kettuja ja kissoja (Mattison ym. 2011, Mattison ym. 2014). Saaliin valinta riippuu paljon olosuhteista kuten vuodenajasta sekä lisääntymissyklistä, mutta myös saaliin saatavuudesta (Mattison ym. 2011). Suuremmat urokset saalistavat naaraita enemmän aikuisia sorkkaeläimiä (Mattison ym. 2014). Ilvekset saalistavat yksin (Mattison ym. 2011). Ilves saalistaa ensin vaanimalla, kunnes tarpeeksi lähelle päästyään se hyökkää saaliin kimppuun (Macdonald 2007). Lopulta ilves tappaa saaliinsa yleensä puremalla sitä kaulan alueelle (Krofel ym. 2009).

Ilves siis saalistaa sekä itseään pienempiä että suurempia eläimiä. Tämä on Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) tutkimuksen mukaan tyypillistä ilveksen kokoisille

kissaeläimille. Suuremman saaliin saalistamiseen siirtyminen voi olla energiatehokkaampaa tämän kokoisilla kissaeläimillä (Carbone ym. 2007). Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) selvittivät tutkimuksessaan, että pieniä ja suuria eläimiä saalistavien kissaeläinten luuston anatomia on välimuotoinen verrattaessa sitä täysin pieniä tai suuria eläimiä saalistaviin kissaeläimiin. Ainoana poikkeuksena oli vahvemmat metakarpaalit (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Tämän oletetaan olevan pienempien kissaeläinten adaptio suuremman saaliin kiinnipitämiseen ilman, että muutokset vaikuttaisivat eläimen liikkumiseen negatiivisesti (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009).

Ilveksillä on myös pidemmät raajat niiden painoon nähden kuin muilla kissaeläimillä (Day & Jayne 2007). Tämä on mielenkiintoista, sillä ilves jaotellaan sen liikkumistavan vuoksi skansoriaalisiin eläimiin eli se kiipeilee puissa, vaikka se ei siellä saalistakaan (Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Puissa kiipeilevillä ja siellä saalistavilla eläimillä on yleensä lyhemmät raajat kuin maassa elävillä, joten pitkät raajat voivat vaikeuttaa puihin kiipeilyä (Gonyea 1976, Meachen-Samuels & Van Valkenburgh 2009). Toisaalta pidemmät raajat voivat olla sopeutumista johonkin muuhun ympäristötekijään. Kissaeläimistä servaaleilla on myös pidemmät raajat, mutta tämän on oletettu olevan sopeutumista pitkässä ruohikossa saalistamiseen (Kitchener ym. 2010). Ilves saalistaakin etenkin pohjoisessa osan aikaa vuodesta lumisilla alueilla ja pitkistä raajoista voikin olla hyötyä eläimen kulkiessa lumessa. Ilvesten sukuun kuuluvalla kanadanilveksellä on todettu olevan pidemmät varvasluut verrattuna niiden metakarpaaleihin (Van Valkenburgh 1987). Pidemmät varpaat levittyvät paremmin ja muodostavat leveät lumikenkätyyppiset tassut (Van Valkenburgh 1987).

3 AINEISTO JA MENETELMÄT

Tässä työssä tutkittiin kuuden ilveksen (*Lynx lynx*) eturaajojen lihaksistoa. Ilveksistä kolme oli aikuisia naaraita, kaksi aikuisia uroksia sekä yksi oli nuori uros. Ilvekset oli laillisesti metsästetty metsästyskauden aikana joulukuusta helmikuuhun vuosina 2013-2015 Länsi- ja Sisä-Suomesta. Metsästäjät lähettivät ilvekset Taivalkoskelle Suomen riista- ja kalatalouden tutkimuslaitokseen (nykyään Luonnonvarakeskus), jossa ilvekset

punnittiin ja nyljettiin sekä niiden elimistä otettiin kudoksenäytteitä. Osa ilveksistä oli jo nyljetty metsästäjien toimesta ennen tutkimuslaitokselle toimittamista (kuva 1). Metsästäjät saivat pitää itsellään myös ilvesten päät. Tämän jälkeen raadot kuljetettiin jäädytettynä Eläinlääketieteelliseen tiedekuntaan Helsingin yliopistoon, jossa niiden eturaajojen lihakset leikeltiin erilleen niiden tunnistamiseksi. Lihasten origo- ja insertiokohdat selvitettiin, ja lihakset erotettiin luuliitoksistaan. Jokainen lihas punnittiin irrottamisen jälkeen OHAUS® LS200 -vaa'alla, jonka tarkkuus on 0,1 grammaa. Ilvesten kokonaispainot sekä lihasten painot ovat oheisessa taulukossa (taulukko 1).

Ampumisesta tai nylkemisestä johtuvien vaurioiden sekä puuttuvien päiden takia kaikista ruhoista ei pystytty tutkimaan eturaajan kiinnityslihaksia tai lihasten jännekiinnityksiä. Joistakin raajoista tassut puuttuivat kokonaan nylkemisen jäljiltä.

Anatominen terminologia on International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (2012) mukainen. Tuloksia verrataan kissaan (*Felis catus*), leijonaan (*Panthera leo*), gepardiin (*Acinonyx jubatus*) ja oselottiin (*Leopardus pardalis*), koska näistä on olemassa yksityiskohtaiset lihasten tai lihasten kiinnityskohtien kuvaukset (Hopwood ym. 1945, Dyce ym. 2010, Julik ym. 2012).

Aineisto, menetelmät ja tulokset on kuvattu myös Viranta ym. (2016) artikkelissa. Viranta ym. (2016) tutkivat ilvesten eturaajojen lihasten lisäksi luiden anatomiaa. Luita mitattiin ja niistä tutkittiin morfologisia tekijöitä, jotka kertovat eturaajan toiminnasta saalistuksessa (Viranta ym. 2016). Luiden tutkiminen ei kuulunut tämän lisensiaatin tutkielman käytännön tutkimusosaan.



Kuva 1. Tutkimuskäyttöön saatu ilves, joka on nyljetty (kuva: Juha Laakkonen).

Taulukko 1. Ilvesten eturaajojen lihasten painot. Painojen yksikkö on gramma (g). Niiden lihasten painoja, joita ei saatu mitattua, on merkitty -. Ilvesten numerot, kokonaispainot sekä ruhojen mahdolliset vauriot on merkitty taulukkoon. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016).

	Ilves (10828) aikuinen naaras 11,4 kg. Pinnalliset lihakset vaurioituneet nylkemisestä		Ilves (10756) aikuinen uros, 17,9 kg. Lieviä vaurioita nylkemisestä		Ilves (10913) juveniili uros 10,2 kg. Lieviä vaurioita nylkemisestä		Ilves(11015) aikuinen naaras. Vaurioita hauleista vasemmalla puolella.		Ilves (11168) aikuinen naaras 14 kg		Ilves (11653) aikuinen uros 19 kg. Vaurioita hauleista oikealla puolella.	
Lihäs	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen
M. trapezius	-	-	63,8	-	14,5	12,0	28,9	-	26	-	-	-
M. omotransversarius	11,6	15,1	12,7	-	7,0	6,8	11,5	-	12,2	11,4	-	-
M. brachiocephalicus	-	-	79,3	98,7	45,8	-	56,8	-	80,2	72	-	101,6
M. latissimus dorsi	86,5	82,7	157,4	191,9	81,2	87,0	100	-	139	141,3	-	-
Mm. pectorales superficiales	-	-	115,4	71,9	35,5	-	42,5	-	-	-	-	261,0
M. pectoralis profundus	144,9	112,5	103,1	180	87,2	92,5	117,7	-	124	81,6	-	-
M. rhomboideus	-	-	44,6	50,7	26,1	25,9	38,1	29,1	36,5	32,8	-	-
- thoracis	-	-	-	19,6	8,6	9,6	4,4	-	4,1	-	24,6	-
- cervicis	-	-	-	23,7	13,8	13,4	28,5	-	26,4	23,1	24,0	-
- capitis	-	-	-	7,4	3,7	2,9	5,2	5,0	6,0	8,6	3,7	-
M. serratus ventralis	86,8	98,3	127,1	183,5	63,6	68,8	84,4	94,3	120	120,1	-	-
- cervicaalinen	-	-	69,2	91	25,6	34,7	35,9	41,2	40,3	61,4	-	-
- thoraciaalinen	-	-	57,9	92	38,0	34,1	48,5	53,1	79,7	58,5	-	-
M. deltoideus	19,2	25,5	30,6	34,8	16,3	14,7	22,3	20,2	24,7	27,8	32,8	35,8
- pars scapularis	-	-	17,3	18,7	8,2	7,8	12,3	10,7	13,2	15,4	14,3	16,5
- pars acromialis	-	-	13,3	16,1	8,1	6,9	10,0	9,5	11,5	12,4	18,5	19,3
M. supraspinatus	55,0	36,3	85,9	87,1	44,6	46,6	61,7	62,5	64,3	70,1	94,4	94,3
M. infraspinatus	38,9	36,7	61	57,3	32,5	31,7	41	38	49	44,8	64,4	62
M. teres minor	3,1	2,8	4,5	4,7	2,4	1,9	1,9	2,1	4	2,7	2,0	3,8
M. subscapularis	-	53,7	70,1	62,2	35,5	35	47,8	45,5	47,5	41,5	66,8	71,7

	Ilves (10828) aikuinen naaras 11,4 kg. Pinnalliset lihakset vaurioituneet nylkemisestä		Ilves (10756) aikuinen uros, 17,9 kg. Lieviä vaurioita nylkemisestä		Ilves (10913) juveniili uros 10,2 kg. Lieviä vaurioita nylkemisestä		Ilves(11015) aikuinen naaras. Vaurioita hauleista vasemmalla puolella.		Ilves (11168) aikuinen naaras 14 kg		Ilves (11653) aikuinen uros 19 kg. Vaurioita hauleista oikealla puolella.	
Lihäs	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen	Oikea	Vasen
M. coracobrachialis	0,8	0,5	0,8	0,8	0,5	0,7	0,6	0,5	0,8	1,0	0,9	1,1
M. teres major	32,0	31,7	51,4	49,2	24,8	24,2	36,9	36,6	43,7	42,2	54,6	52,9
M. tensor fasciae antebrachii	9,7	8,9	18	-	6,0	5,4	9,8	10,7	13,7	14,7	17,7	-
M. triceps brachii	-	-	206,8	205,4	110,1	107,3	156,5	147,3	175,1	184,1	-	-
- caput longum	81,2	87,7	127,5	124,4	65,8	65,4	91,6	87,9	102,2	104,7	145,6	144,2
- caput laterale	32,8	29,8	49,3	50,8	26,1	24,4	39,0	36,6	45,7	47,1	55,2	56,8
- caput mediale	-	-	15,5	14,5	9,1	8,2	13,1	13	15,3	16,9	15,8	17,4
- caput accessorium	11,0	13,6	13,2	14,7	8,4	8,4	11,7	8,9	10,8	14,0	21,1	20,0
- mediale accessorius	-	-	1,3	1,0	0,7	0,9	1,1	0,9	1,1	1,4	-	-
M. anconeus	-	-	8,5	6,4	3,8	4,0	4,0	4,1	4,9	2,7	6,7	7,5
M. biceps brachii	35,1	35,7	48,2	45,9	23,8	23,4	36	35,7	40,2	40,7	60,0	58,7
M. brachialis	-	-	22,3	23,5	11,9	11,6	15,3	13,9	17,1	14,8	20,8	23,0
M. pronator teres	9,8	8,7	13,5	11,8	7,1	6,6	10,1	10	9,9	8,7	11,7	14,3
M. pronator quadratus	-	-	-	-	2,5	3,0	2,0	2,1	2,4	2,3	3,9	4,5
M. brachioradialis	-	-	2,1	3,2	1,4	1,3	2,1	2,2	-	2,2	-	-
M. supinator	3,8	-	3,9	3,9	2,5	2,4	3	2,9	-	2,7	4,6	3,8
M. extensor carpi radialis	-	20,8	27,6	26,0	14,9	13,7	20,3	21,8	22,5	25,7	24,5	28,8
M. extensor digitorum communis	-	-	13,2	-	7,3	7,4	10,2	10,1	-	10,4	11,5	14,4
M. extensor digitorum lateralis	-	-	5,6	6,2	3,1	3,4	4,5	4,8	5,4	5,9	6,4	6,4
M. extensor carpi ulnaris	6,5	7,0	14,0	14,2	6,3	7,1	9,7	11,1	9,1	11,6	10,7	9,6
M. abductor digiti 1 (pollicis) longus	-	5,2	6,9	-	-	-	-	-	-	-	8,7	9,8
M. flexor digitorum superficialis	-	-	9,6	-	7,2	9,1	13,6	13,7	14,9	15,5	21,9	22,7
M. flexor digitorum profundus	-	-	41,1	-	19,7	20,7	38,2	33,3	46,2	41,9	58,4	62,8

- caput humerale	-	-	16,2	-	9,0	8,8	18,1	13,3	-	14,6	26,2	-
- caput ulnare	-	-	12,8	-	6,8	6,6	8,6	8,9	-	14,1	11,9	-
- caput radiale	-	-	12,1	-	3,9	5,3	11,5	11,1	-	13,2	20,3	-
M. flexor carpi ulnaris	-	-	16,8	15,9	10,4	10,7	11,6	13,8	12,6	15,4	18,8	18,8
- caput humerale	-	-	12,1	12,0	9,5	8,0	8,7	9,9	-	9,6	-	-
- caput ulnare	-	-	4,7	3,9	0,9	2,7	2,9	3,9	-	5,8	-	-
M. flexor carpi radialis	-	-	-	-	-	-	9,3	10,2	4,9	10,8	-	6,3

4 TULOKSET

4.1 Kiinnityslihakset

Musculus trapezius on litteä, leveä ja kolmiomainen lihas niskan sivulla. Se on pinnallisin lihas niskan alueella. Lihaksen origo eli lähtökohta on *supraspinale*-ligamentista neljänneestä kaulanikamasta yhdenteentoista rintanikamaan asti. Rintanikamien kohdalla origo on laajalla kalvojänteellä kiinni nikamien okahaarakkeissa. Lihaksen laaja insertio eli päätekohta on lapaluun harjanteessa (*spina scapulae*) (kuva 2). Useimmilla ilveksillä *m. trapezius* oli vaurioitunut joko ampumisen yhteydessä tai nylkemisessä. Vain yhdellä ilveksellä lihas oli melko hyvin säilynyt.

Omotransversarius-lihaksen origo on lateraalisesti kannattajanikaman eli atlaksen siivessä (*Ala atlantis*). Se on myös osittain kiinni *trapezius*-lihaksessa. *Musculus omotransversarius* kiinnittyy lapaluun harjanteen distaaliosaan sekä osittain acromioniin (kuva 2).

Musculus brachiocephalicus voidaan jakaa kahteen osaan: *m. cleidocephalicus* ja *m. cleidobrachialis*. *Cleidocephalicus*-lihaksen origoa ei saatu selvitettyä, koska raadoilla ei ollut päätä. Osa *cleidobrachialis*-lihaksesta kulki kannattajanikaman siipeen. *Musculus cleidocephalicus* insertoituu solisluuhun, joka on ilveksellä selkeä luu. *Cleidobrachialis*-lihaksen origo on solisluussa ja lihas kulkee kraniaalisesti olkanivelen yli. *Musculus brachiocephalicus* kiinnittyy lateraalisesti *biceps brachii* -lihaksen insertiokohdan lihaskalvoon. Kolmella ilveksellä erotettiin erillinen ohut kalvojänne *brachialis*-lihaksen puolelta kulkien kyynärvarren ojentajien lihaskalvoon.

Musculus latissimus dorsi sijaitsee kaudaalisesti lapaluusta ja sen origo on laajasti *thoracolumbalis*-peitinkalvossa. Lihas yhdistyy *teres major* -lihaksen kanssa ja insertoituu mediaalisesti olkaluun proksimaaliseen päähän (kuva 3).

Kaikki rintalihakset (*mm. pectorales*) ovat sulautuneet yhteen hyvin vahvasti ja tämän takia niiden origoa on vaikea erottaa toisistaan. Rintalihasten origo on rintalastan kraniaalisesta päästä *cartilago xiphoidean* alkuun asti. *Pectorales superficiales* -lihaksilla oli laaja kiinnitys rintalastaan ja ne kiinnittyivät olkaluuhun proksimaalisesti kolme

neljäsosaa sen pituudesta (kuva 3). *Pectorales profundus* -lihaksella oli kaksi laaja origoa rintalastassa. Lihas kulki olkaluuhun mediaalisesti *tuberculum majuksesta*.

Musculus rhomboideus on *trapezius*-lihaksen peittämä lihas, jossa on kolme osaa. *Musculus rhomboideus capitis* on ohuin ja kraniaalisin osa. Se kiinnittyy dorsaalisesti lapaluun reunaan (kuva 2) ja kulkee päätä kohti takaraivon alueelle, mutta origoa ei saatu selvitettyä raatojen puuttuvien päiden vuoksi. *Rhomboideus*-lihaksen kaulan ja rintakehän osaa oli vaikea saada erilleen toisistaan. Ne kiinnittyvät laajasti *serratus ventralis* -lihaksen lihaskalvoon sekä niillä on pieni insertio lapaluun dorsaalisessa reunassa (kuva 2). Mediaalisesti ne kiinnittyvät kaulanikamien sekä kylkinikamien okahaarakkeisiin ja *supraspinale*-ligamentin kuudenteen kylkinikamaan asti.

Serratus ventralis -lihaksella on sahamainen origo viidennestä kaulanikaman poikkihaarakkeesta kahdeksanteen kylkiluuhun asti. Sahoja on yhteensä 11 kappaletta. Lihaksen kolmion muotoinen insertio oli lapaluun mediaalipuolella (kuva 2).

4.2 Olkanivelen lihakset

Deltoideus-lihaksella on kaksi osaa. *Scapularis*-osan origo on kalvojänteellä lapaluun harjanteessa (kuva 2) sekä lisäksi se kiinnittyy myös *infraspinatus*-lihakseen. *Acromialis*-osan origo on lapaluun acromionissa (kuva 2). Lihaksen laaja insertio on olkaluun *tuberositas deltoideassa* (kuva 3). *Deltoideus*-lihaksen insertio on proksimaalisessa olkaluussa lateraalisesti rintalihasten kiinnityksiin nähden. Lihas kiinnittyi olkaluuhun yli kolmasosan luun pituudesta.

Supraspinatus-lihaksen origo on lapaluun *fossa supraspinatassa* (kuva 2). Lihas kiertää lapaluun kraniaalisessa reunassa mediaaliselle puolelle. Lihas kiinnittyy suoraan olkanivelen nivelkapseliin sekä jänteellä keskelle olkaluun *tuberculum majusta* (kuva 3).

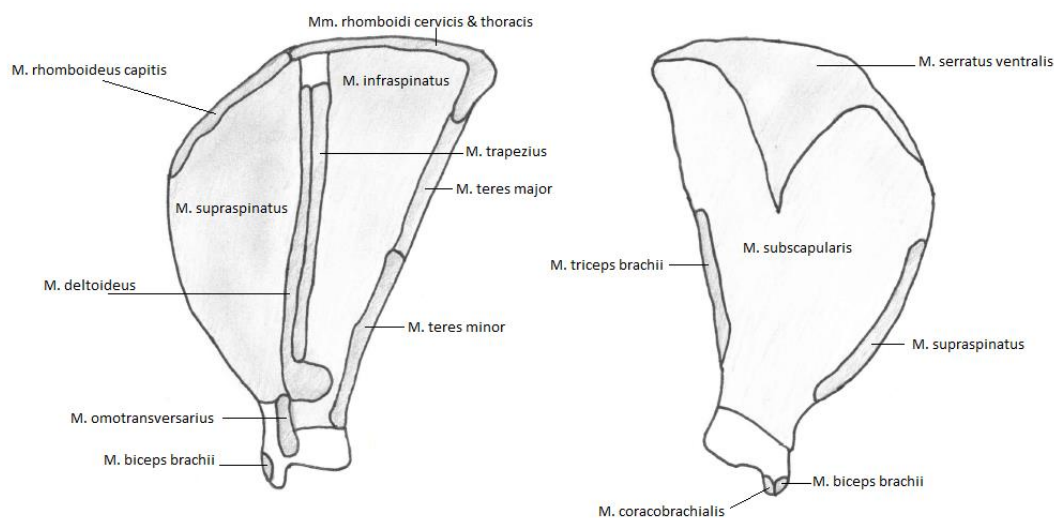
Infraspinatus-lihaksen origo on lapaluun *fossa infraspinatassa* ja lapaluun harjanteen kaudaalisessa reunassa (kuva 2). Lihaksen insertio on olkaluun *tuberculum majukseen* vahvalla jänteellä (kuva 3). *Tuberculum majus* sijaitsi lateraalisesti olkaluussa, mikä vahvistaa lihaksen loitonnuustoimintaa.

Teres minor -lihaksen origo on distaalisesti lapaluun kaudaalisessa reunassa (kuva 2). Lihas on suoraan kiinni olkanivelen nivelkapselissa. Lihas insertoituu olkaluun *tuberculum majusin* ventraaliseen reunaan.

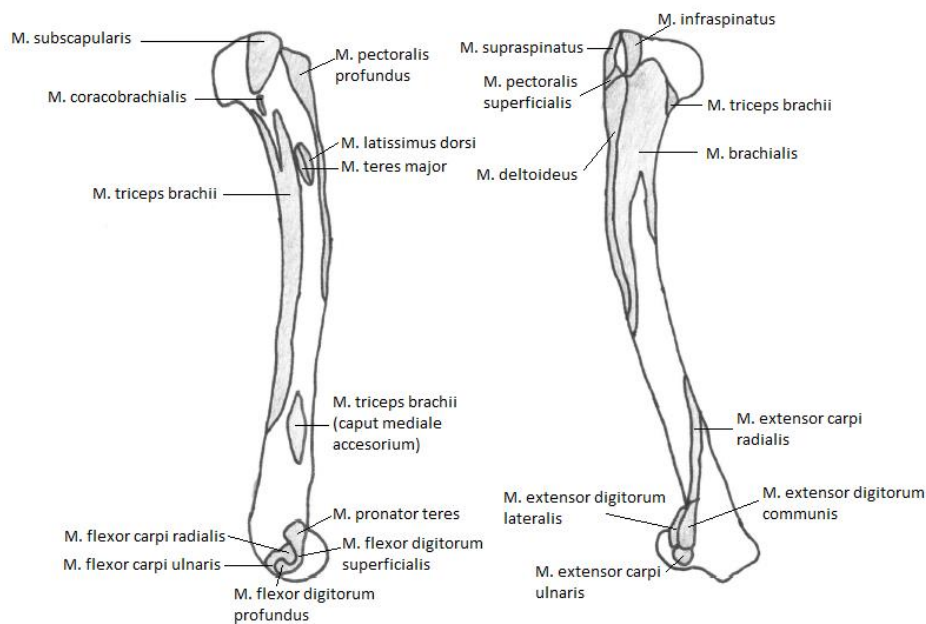
Subscapularis-lihaksen origo on lapaluun *fossa subscapulariksessa* 6–7 liitoksella (kuva 2). Lihas insertoituu olkaluun *tuberculumin minoriin* laajalla jänteellä (kuva 3).

Coracobrachialis-lihaksen origo on lapaluun *processus coracoideuksessa* ja *processus supraglenoidalessa* (kuva 2). Lihaksen insertio on kaudomediaalisesti ja kaudaalisesti olkaluussa (kuva 3).

Teres major -lihaksen origo on lapaluun kaudaalisen reunan ylemmästä kolmanneksesta (kuva 2). Lihas on kiinni myös *teres minor* -lihaksessa. Lihas insertoituu olkaluuhun mediaalisesti *tuberositas teres majoriin* (kuva 3).



Kuva 2. Ilveksen vasemman lapaluun lihasten kiinnittymiskohdat lateraalisesti ja mediaalisesti. Ei mittakaavassa. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016).



Kuva 3. Ilveksen vasemman olkaluun lihasten kiinnittymiskohdat mediaalisesti ja kaudolateraalisesti. Ei mittakaavassa. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016).

4.3 Kyynärnivelen lihakset

Triceps brachii -lihaksella on viisi osaa. *Longum*-osan origon kiinnitys on vahva ja se on dorsaalisesti lapaluun kaudaalisessa reunassa (kuva 2). *Laterale*-osan ohut origo on proksimaalisesti olkaluussa (kuva 3) sekä lihas on kiinnittynyt myös *brachialis*-lihaksen lihaskalvoon. *Accessorium*-osan origo on posteriorisesti olkaluussa *teres major* ja *coracobrachialis*-lihasten insertiokohtien välissä (kuva 3). *Accessorium*-osa on kiinnittynyt olkaluuhun koko lihaksen pituudelta, paitsi proksimaalisesta osastaan. *Mediale*-osan origo on olkaluussa lähellä *teres major*-lihaksen insertiokohtaa (kuva 3). *Mediale*-osa oli kiinnittynyt lateraalisesti olkaluuhun (kuva 3) ja lihas kiertää kaudaalisesti olkaluuta ennen insertiota kyynärluun olecranonin mediaaliselle puolelle. *Mediale accessories* -osan origo on olkaluun distaalisen pään mediaalisella puolella proksimaalisesti *foramen supracondylaresta* (kuva 3). *Mediale accessories* -osa oli lyhin lihaksista ja sitä ei ollut kahdella yksilöllä. Kaikki osat insertoituvat kyynärluun olecranoniin (kuva 4).

Ohuen *tensor fasciae antebrachii* -lihaksen origo on *pectoralis profundus* ja *latissimus dorsi* -lihaksia peittävästä lihaskalvosta. Lihas insertoituu kyynärluun olecranonista

posteriorisesti kyynärvarren lihaskalvoon. Kahdelta yksilöltä puuttui lihas toisesta jalasta luultavasti nylkemisestä johtuen.

Anconeus-lihaksen origo on laajasti olkaluun distaalisessa osassa sekä olkaluun lateraalisessa ja mediaalisessa epikondyluksessa. Lihas insertoituu kyynärluun olecranonin lateraaliseen reunaan.

Biceps brachii -lihaksen origo on lapaluun *tuberculum supraglenoidale*ssa (kuva 2). Insertio on distaalisesti kyynärluun *processus coronoideus lateralikseen* sekä *tuberositas radii*n (kuva 4). Lihaksesta kulkee ohut kalvojänne kyynärvarren lihaskalvon koukistajapuolelle.

Brachialis-lihaksella on laaja origo olkaluun lateraalisessa harjanteessa distaalisesti *caput humeriista* (kuva 3). Lihas kiertää kraniomediaalisesti ja insertoituu ohuella jänteellä kyynärluun mediaaliselle puolelle (kuva 4). Lihas insertoituu myös suoraan kyynärluuhun hieman distaalisesti *processus coronoideus medialiksesta*.

4.4 Rotaatiolihakset

Supinator-lihaksen origo on olkaluun lateraalisessa epikondyluksessa sen mediaalisella sivulla. Lisäksi lihas on kiinnittynyt kyynärnivelen lateraaliseen kollateraalliligamenttiin. Lihas kiertyy varttinäluun dorsaalipuolelle ja lopulta insertoituu mediaalisesti varttinäluuhun (kuva 5). Lihas on kiinni varttinäluussa lähes koko matkaltaan.

Pronator quadratus -lihaksen origo on laajasti varttinäluun puolivälissä ja distaalisesti *membrana interosseuksessa* (kuva 5). Lihas insertoituu kyynärluun distaaliseen päähän sekä suoraan että kalvojänteen kautta (kuva 4). Lihas oli varttinäluusta koukistajien pidäkesiteeseen (*retinaculum flexorum*) kulkevan kalvojänteen alla. Tämä kalvojänne oli hyvin kehittynyt ilveksellä.

Brachioradialis-lihaksen origo on olkaluun lateraalisella puolella proksimaalisesti ojentajien origosta. Lihas kulkee dorsomediaalisesti ja se insertoituu mediaalisesti varttinäluun distaalipäähän (kuva 5).

Pronator teres -lihaksen origo on olkaluussa lateraalisesti mediaalisessa epikondyluksessa (kuva 3). Lihaksen insertio on mediaalisesti varttinäluun rungon puolivälissä (kuva 5).

4.5 Karpaalinivelen ja varpaiden lihakset

Extensor carpi radialis -lihaksen origo on olkaluun *crista supracondylaris lateralis* (kuva 3). Lihas kulkee varttinäluun mediaalireunaa pitkin dorsaalisesti ja insertoituu toiseen ja kolmanteen metakarpaaliluihin.

Extensor digitorum -lihasten origo on olkaluun lateraalisessa epikondyluksessa ja varttinäluun lateraalisessa reunassa (kuva 3). *Musculi extensor digitorum communis* ja *lateralis* lihakset ovat proksimaalisista osistaan laajasti kiinni toisissaan. *Musculus extensor digitorum communis* insertoituu kaikkien varpaiden distaaliin varvasluihin. *Musculus extensor digitorum lateralis* kulkee karpaalinivelen yli dorsaalisesti ja jakautuu metakarpaalialueella kolmeksi jäniteksi, jotka kulkevat 3. 4. ja 5. proksimaalisiin varpasiin. Jänteet insertoituvat kyseisten varpaiden distaalipäähän.

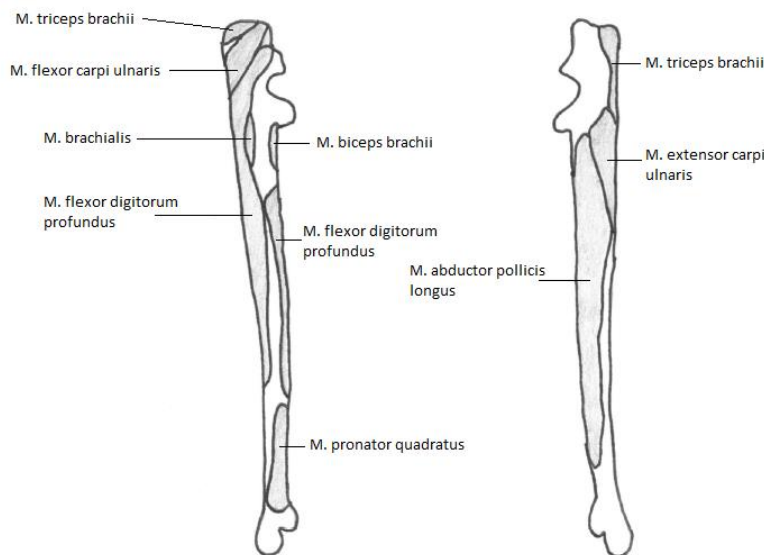
Extensor carpi ulnaris -lihaksen origo on olkaluun lateraalisessa epikondyluksessa (kuva 3). Lihas on kiinnittynyt lisäksi kyynärluun proksimaalisen pään lateraalireunaan (kuva 4). Lihas kulkee suoraan lateraalisesti ja insertoituu viidennen metakarpaaliluun lateraalipuolelle proksimaalisesti sekä ojentajien pidäkesiteeseen (*retinaculum extensorum*).

Flexor digitorum superficialis -lihaksen origo on olkaluun mediaalisessa epikondyluksessa (kuva 3). Ohuet jänteet insertoituvat varpasiin 2.–5. *Flexor digitorum profundus* -lihaksella on neljä erillistä origoa: yksi varttinäluussa (kuva 5), yksi olkaluun mediaalisen epikondyluksen distaalisessa päässä (kuva 3) ja kaksi kyynärluussa (kuva 4). *Flexor digitorum profundus* -lihaksen insertio on ohuilla jäniteillä kaikissa viidessä varpaassa.

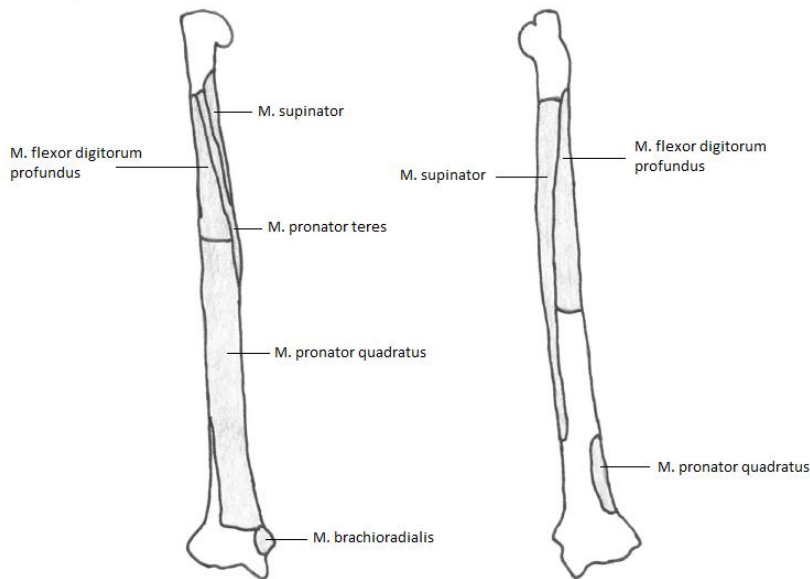
Flexor carpi ulnaris -lihaksella on kaksi origoa. Toinen on olkaluun mediaalisessa epikondyluksessa yhdessä *flexor digitorum profundus* -lihaksen kanssa (kuva 3) ja toinen mediaalisesti kyynärluun olecranonissa (kuva 4). Lihas insertoituu *carpi accessorium* -luuhun.

Flexor carpi radialis -lihaksen origo on olkaluun mediaalisessa epikondyluksessa yhdessä *flexor digitorum superficialis* -lihaksen kanssa (kuva 3). Origo on lähellä niveltelan mediaalista reunaa. Lihas insertoituu proksimaalisesti toiseen metakarpaaliluuhun.

Suurimmassa osassa ilveksistä pieniä kämmenen lihaksia ei pystytty erottamaan toisistaan. Kämmenestä pystyttiin erottamaan kuitenkin suuri *m. abductor digiti 1 (pollicis) longus*. *Abductor digiti 1 longus* -lihaksen origo on sekä kyynärluussa (kuva 4) ja värttinäluussa noin 2 cm distaalisesti värttinäluun päästä. Lihas insertoituu ensimmäisen metakarpaaliluun proksimaalipäähän vahvalla jänteellä. Lisäksi saatiin erotettua suuri *m. adductor pollicis* sekä *m. flexor brevis pollicis*.



Kuva 4. Ilveksen vasemman kyynärluun lihasten kiinnittymiskohdat kaudomediaalisesti ja kraniolateraalisesti. Ei mittakaavassa. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016).



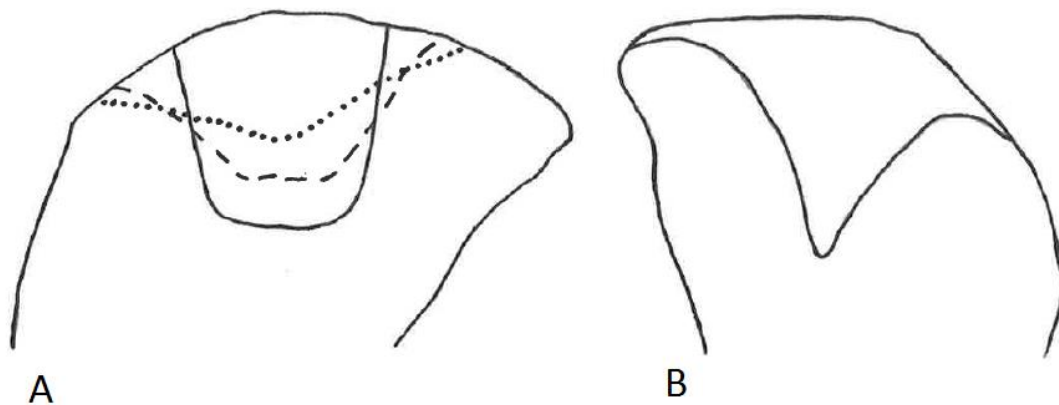
Kuva 5. Ilveksen vasemman varttinäluun lihasten kiinnittymiskohdat kaudomediaalisesti ja kraniolateraalisesti. Ei mittakaavassa. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016).

5 POHDINTA

Ilveksellä oli suhteessa painavammat ja voimakkaammat eturaajaa eteen- ja taaksepäin liikuttavat lihakset kuin oselotilla (Julik ym. 2012). Näillä lihaksilla on tärkeä merkitys ilveksen liikkumisessa sekä saalistuksessa, joten niiden voimakkuus voi tehostaa erityisesti suurempien eläinten saalistusta. Eturaajaa taaksepäin liikuttavat lihakset voivat myös tehostaa saaliin siirtämistä (Spoor & Badoux 1986). Lisäksi ilveksen rintalihakset olivat painavammat kuin oselotilla. Rintalihakset lähentävät eturaajaa sen liikuttamisen lisäksi, joten ne ovat tärkeitä sekä saalistaessa että kiipeämisessä. Eläimen painolla on myös merkitystä kiinnityslihasten kokoon, kuten aiemmin on mainittu (Cuff ym. 2016). Julik ym. (2012) tutkimalla leijonalla kiinnityslihakset ovatkin suhteessa painavammat kuin ilveksellä, mikä voi johtua eläinten kokoerosta. Ilves ei ole oselottia kuitenkaan merkittävästi suurempi, joten niiden lihasten kokoeroja ei voi jättää huomiotta. Julik ym. (2012) tutkima oselotti on tosin ollut iältään vanhempi ja eläintarhassa elänyt yksilö, joten sen lihaksisto ei ole välttämättä yhtä hyvässä kunnossa kuin luonnossa elävillä yksilöillä.

Ilveksen *serratus ventralis* -lihaksen kolmiomainen luuliitos lapaluuhun erosi selvästi oselotin ja kissan luuliitoksesta. Oselotilla ja kissalla luuliitos on kapea ja lähes koko

lapaluun kranaalisen reunan pituinen (Julik ym. 2012). *Musculus serratus ventralis* kannattelee kehoa sekä vetää raajaa taaksepäin tai eteenpäin (Dyce ym. 2010). Hopwood (1945) kuvasi tutkimuksessaan gepardin, leijonan ja leopardin *serratus ventralis* -lihaksen kiinnittymiskohdat lapaluuhun (kuva 6). Hopwood (1945) tosin tutki vain luita ja luiden lihasarpia. Lihasten kiinnityskohdat voivatkin mahdollisesti todellisuudessa poiketa Hopwoodin (1945) kuvaamista kiinnityksistä. Ilveksen *serratus ventralis* -lihaksen kiinnityskohta oli samanlainen kuin leijonalla eli melko syvä ja kohtuullisen leveä (Hopwood 1945). Ilveksellä kiinnityskohta saattaa olla kuitenkin hieman syvempi kuin leijonalla (kuva 6). Hopwood (1945) pohti, että leopardin *serratus ventralis* -lihaksen leveä luuliitos tehostaa lihaksen lähennystoimintaa. Gepardin syvä ja kapea luuliitos voi taas tehostaa eturaajan liikuttamista enemmän (Hopwood 1945). Ilveksellä *serratus ventralis* -lihaksen luuliitos voikin olla kompromissi, sillä ilves tarvitsee tehokasta eturaajan liikuttamista sekä olan liikkuvuutta saalistaessaan ja kiipeillessään. Ilveksen liikkumisen on oltava energiatehokasta, sillä se voi joutua liikkumaan pitkiäkin matkoja päivässä saalistaessaan ja maasto voi olla välillä vaikeaa esimerkiksi lumipeitteen vuoksi.

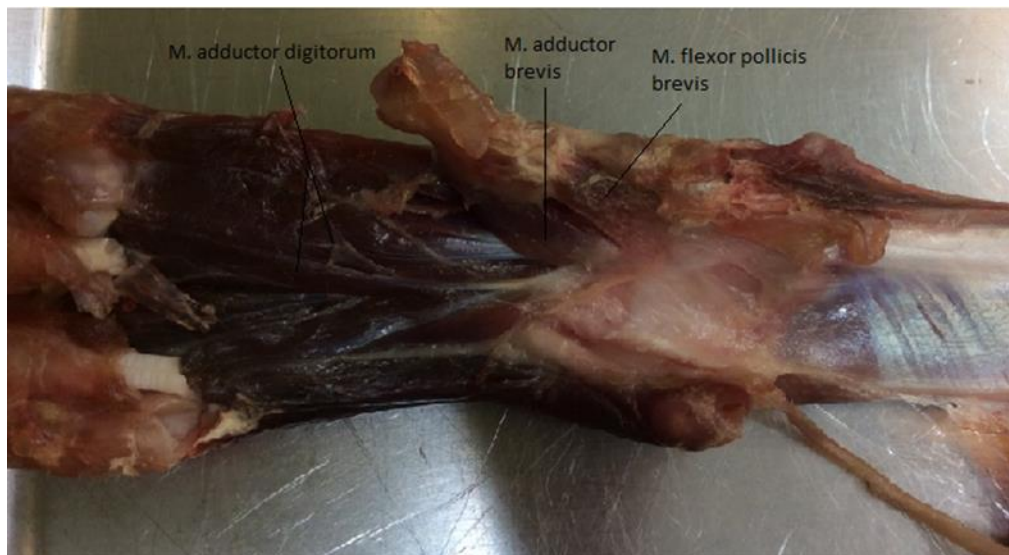


Kuva 6. A. Gepardin (yhtenäinen viiva), leijonan (katkonainen viiva) ja leopardin (pisteet) *serratus ventralis* -lihaksen lapaluun kiinnityskohdat. Muokattu artikkelista Hopwood (1945). B. Ilveksen *serratus ventralis* -lihaksen lapaluun kiinnityskohta. Muokattu artikkelista Viranta ym. (2016). Kuva ei ole mittakaavassa.

Ilveksen olkaluun *tuberositas deltoidea* oli pituudeltaan kolmasosan olkaluun pituudesta, mikä oli huomattavasti pidempi kuin kissalla, oselotilla, leijonalla tai gepardilla (Hopwood 1945, Julik ym. 2012, Viranta ym. 2016). *Tuberositas deltoideaan*

kiinnittyy *m. deltoideus*, joka koukistaa olkaniveltä sekä loitontaa raajaa (Dyce ym. 2010). Ilveksen suuri *deltoideus*-lihaksen luuliitos viittaa siihen, että lihas on voimakas ja mahdollisesti tärkeämpi ilveksen eturaajan liikkeissä kuin muiden tutkittujen kissaeläinten. Voimakas *m. deltoideus* voi tukea olkaniveltä enemmän ilveksen pidellessä kiinni pyristelevää saalista ja se voi mahdollisesti olla osa ilveksen eturaajan morfologian sopeutumista suuren saaliin saalistamiseen. Vahva *m. deltoideus* voi myös vain kuvastaa yleisesti ilveksen olkalihasten voimakkuutta (Viranta ym. 2016). Koska gepardilla oli pienin *deltoideus*-lihaksen luuliitos ja oletettavasti heikoin *m. deltoidus*, ei lihaksen voimistumisella ole luultavasti merkitystä liikkumisen tehostamiseen vaikka lihas koukistaakin olkaniveltä (Hopwood 1945).

Ilveksen eturaajan rotaatiokyky oli hyvä. Ilveksen *brachioradialis*-lihaksen pää oli proksimaalinen ja lihas oli voimakas (Viranta ym. 2016). Lisäksi *supinator*-lihaksen kiinnitys varttinäluussa oli suurempi kuin oselotilla, leijonalla tai kissalla (Julik ym. 2012, Viranta ym. 2016). Nämä viittaavat siihen, että ilveksellä on voimakas eturaajan rotaatiokyky. Näistä neljästä lajista ilves saattaakin tarvita tehokkaampia rotaatiolihasia suhteellisen pienen painonsa vuoksi taistellessaan itseään suuremman saaliin kanssa. Oselotti ja kissa saalistavat itseään pienempiä saaliita, eivätkä siksi käytä eturaajojaan yhtä voimakkaasti kuin ilves (Julik ym. 2012). Vaikka leijona saalistaakin itseään suurempaa saalista ja tarvitsee tähän rotaatiolihasia, leijona liikkuu enemmän terrestriaalisesti. Terrestriaalisessa liikkumisessa rotaation merkitys vähenee verrattuna skansoriaaliseen ilvekseen, joka välillä kiipeilee puihin. Lisäksi ilveksen eturaajassa oli havaittavissa lihaksia, jotka liikuttavat pelkästään peukaloa (kuva 7). Tämä viittaa peukalon tärkeyteen ilveksellä (Viranta ym. 2016). Peukalolla on tärkeä merkitys eläimen pitäessä saaliista kiinni (Salesa ym. 2010, Janis & Figueirido 2014).



Kuva 7. Ilveksen oikean tassun peukalon lihakset palmaarisesti (kuva: Juha Laakkonen).

Viranta ym. (2016) tutkivat lähemmin myös ilvesten luustoa. Ilveksen varttinäluun proksimaalinen pää oli lateraalisemmin sijoittunut kyynärluuhun nähden, mikä lisää sisään- ja uloskierron kapasiteettia (Viranta ym. 2016). Lisäksi ilveksellä pitkien luiden nivelpinnat olivat pienet (Viranta ym. 2016). Meachen-Samuels ja Van Valkenburgh (2009) tutkimuksen mukaan pieniä eläimiä saalistavilla kissaeläimillä olkaluun nivelpinta varttinä- ja kyynärluuhun on pienempi kuin suuria eläimiä saalistavilla. Janis ja Figueirido (2014) tutkimuksessa pienempi olkaluun nivelpinta liittyy terrestriaalisempaan liikkumistapaan. Ilveksellä pienet luiden nivelpinnat voivatkin viitata pienempien eläimien saalistamiseen tai ilvesten terrestriaaliseen liikkumistapaan (Viranta ym. 2016). Molemmilla tekijöillä voi myös olla merkitystä yhdessä.

Eturaajan morfologia muokkautuu kunkin eläinlajin käyttäytymisen mukaan. Koira-eläimillä ei ole tarvetta eturaajan kiertoliikkeeseen, koska ne eivät saalistaessaan käytä eturaajoja. Tämän takia niiden eturaaja on muokkautunut erityisesti tehostamaan liikkumista paikasta toiseen. Kissa-eläimillä eturaajalla puolestaan on tärkeä merkitys myös saalistuksessa ja kiipeilyssä. Tämän takia kissaeläimet voivat rotatoida eturaajojaan enemmän. Kissa-eläimien eturaajan morfologian välillä on kuitenkin myös eroja, riippuen kissaeläimen koosta, saalistustavasta ja elinympäristöstä. Ilves on kissaeläin, joka saalistaa sekä itseään pienempiä että suurempia eläimiä ja sen eturaaja onkin sopeutunut tähän. Ilveksen eturaajan luusto viittaa pienen saaliin saalistamiseen. Ilveksen vahvat eturaajaa eteen- ja taaksepäin liikuttavat lihakset, voimakkaat

rotaatiolihakset sekä hyvin kehittyneet peukaloa liikuttavat lihakset kertovat taas sen tavasta saalistaa suuriakin eläimiä. Ilveksen eturaajan luiden ja lihasten anatomissa on siis nähtävissä piirteitä sekä pienien että suurien eläinten saalistamiseen eli hypoteesi sai tukea tämän tutkimuksen tuloksista.

Kissaeläinten eturaajojen lihasten makroskooppisen anatomian tutkimisesta voi siis selvittää merkittäviäkin eroja eri kissaeläinten välillä. Lihaksistosta saadaan yksityiskohtaista tietoa lihasten voimakkuuksista ja kiinnityskohdista. Kissaeläimien lihaksistoa on kuitenkin tutkittu melko vähän yksityiskohtaisesti. Koska moni erityisesti suuremmista kissaeläimistä on uhanalainen tai seurattava, on tutkimusmateriaalin saaminen luonnollisesti hankalaa. Tämän takia luustoa on voitu tutkia enemmän. Lihaksistoa tutkittaessa vangittuna olleen eläimen tutkiminen ei ole suositeltavinta, vaikka näiden yksilöiden tutkiminen voi olla helpompaa. Vaikka vangittuna olleiden eläinten lihasten kiinnityskohdat ovat samanlaiset, eivät lihasten painot ole välttämättä verrattavissa villeinä eläviin. Yksittäisten eläinten tutkimisessa on taas vaarana yleistää yksilökohtaisia variaatiota koskemaan koko lajia. Tässä tutkimuksessa saatiin tutkittua useamman ilveksen eturaajan lihaksistot ja monella ilveksistä oli lihaksistossa variaatiota keskenään. Jatkotutkimuksissa voidaan paitsi tutkia suurempia määriä ilvesyksilöitä kvantitatiivisen aineiston kartuttamiseksi, myös selvittää yksittäisten lihasten lihassolutyyppejä ja niiden keskinäisiä määriä.

6 LÄHDELUETTELO

Andersson K. Elbow joint morphology as a guide to forearm function and foraging behavior in mammalian carnivores. *Zool J Linn Soc* 2004, 142: 91–104.

Carbone C, Mace GM, Roberts SC, Macdonald DW. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 1999, 6759: 286–288.

Carbone C, Teacher A, Rowcliffe JM. The costs of carnivory. *PLoS Biol* 2007, 5: 0363–0368.

Cuff AR, Sparkes EL, Randau M, Pierce SE, Kitchener AC, Goswami A, Hutchinson JR. The scaling of postcranial muscles in cats (Felidae) I: forelimb, cervical, and thoracic muscles. *J Anat* 2016, 229: 128–141.

Day LM, Jayne BC. Interspecific scaling of the morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *J Exp Biol* 2007. 210: 642–654.

Dyce KM, Sack WO, Wensing CJG. Textbook of veterinary anatomy. 4. p. Saunders, Missouri 2010.

Ewer RF. The carnivores. Ithaca: Cornell University Press 1973.

Gonyea WJ. Adaptive differences in the body proportions of large felids. *Acta Anat* 1976, 96: 81–96.

Gonyea WJ. Functional implications of felid forelimb anatomy. *Acta Anat* 1978, 102: 111–121.

Gonyea W, Ashworth R. The form and function of retractile claws in the felidae and other representative carnivorans. *J Morphol* 1975, 145: 229–238.

Gorman ML, Londei T. The cheetah (*Acinonyx jubatus*) dewclaw: specialization overlooked. *J Zool* 2000, 251: 535–537.

Hildebrand M. An analysis of body proportions in the Canidae. *Am J Anat* 1952, 90: 217–256.

Hopwood AT. Contributions to the study of some African mammals III. Adaptions in the bones of the forelimb of the lion, leopard and cheetah. J Linn Soc Zoology 1947, 41: 259–271.

Hudson PE, Corr SA, Payne-Davis RC, Clancy SN, Lane E, Wilson AM. Functional anatomy of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) forelimb. J Anat 2011, 218: 375–385.

Iwaniuk AN, Pellis SM, Whishaw IQ. The relative importance of body size, phylogeny, locomotion, and diet in the evolution of forelimb dexterity in fissiped carnivores (Carnivora). Can J Zool 2000, 78: 1110–1125.

Janis CM, Figueirido B. Forelimb anatomy and the discrimination of the predatory behavior of carnivorous mammals: The thylacine as a case study. J Morphol 2014, 275: 1321–1338.

Julik E, Zack S, Adrian B, Maredia S, Parsa A, Poole M, Starbuck A, Fisher RE. Functional anatomy of the forelimb muscles of the ocelot (*Leopardus pardalis*). J Mammal E 2012, 19: 277–304.

Kemp TJ, Bachus KN, Nairn JA, Carrier DR. Functional trade-offs in the limb bones of dogs selected for running versus fighting. J Exp Biol 2005, 208: 3475–3482.

Kitchener AC, Van Valkenburgh B, Yamaguchi N. Felid form and function. Teoksessa: Loveridge AJ, Macdonald DW, toim. The biology and conservation of wild felids. OUP Oxford, Oxford 2010: 83–106.

Krofel M, Skrbinek T, Kljun F, Potocnik H, Kos I. The killing technique of Eurasian lynx. Belg J Zool 2009, 139: 79–80.

Lanyon LE, Rubin CT. Functional adaptation in skeletal structures. Teoksessa: Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB, toim. Functional Vertebrate Morphology. Harvard University Press, Cambridge 1985: 1–25.

Macdonald DW. The encyclopedia of mammals. 3. p. Oxford university press, Oxford 2007.

Martín-Serra A, Figueirido B, Palmqvist P. A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. *Plos One* 2014, 9: e85574.

Martín-Serra A, Figueirido B, Palmqvist P. In the pursuit of the predatory behavior of borophagines (Mammalia, Carnivora, Canidae): Inferences from forelimb morphology. *J Mammal Evol* 2016, 23: 237–249.

Mattisson J, Odden J, Nielsen EB, Linnell JDC, Persson J, Andrén H. Factors affecting Eurasian lynx kill rates on semi-domesticated reindeer in northern Scandinavia: Can ecological research contribute to the development of a fair compensation system? *Biol Conserv* 2011, 144: 3009–3017.

Mattisson J, Arntsen GB, Nielsen EB, Loe LE, Linnell JDC, Odden J, Persson J, Andrén H. Lynx predation on semi-domesticated reindeer: Do age and sex matter? *J Zool* 2014, 292: 56–63.

Meachen-Samuels J, Van Valkenburgh B. Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. *J Morphol* 2009, 270: 729–744.

Meloro C, Louys J. Ecomorphology of radii in Canidae: application to fragmentary fossils from Plio-Pleistocene hominin assemblages. *Acta Palaeontol Pol* 2015, 60(4): 795–806.

Pasi BM, Carrier DR. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting. *J Evol Biol* 2003, 16: 324–332.

Salesa MJ, Antón M, Turner A, Morales J. Functional anatomy of the forelimb in *Promegantereon onygygia* (Felidae, Machairodontinae, Smilodontini) from the Late Miocene of Spain and the origins of the sabre-toothed felid model. *J Anat* 2010, 216: 381–396.

Samuels JX, Meachen JA, Sakai SA. Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. *J Morphol* 2013, 274: 121–146.

Spoor CF, Badoux DM. Descriptive and functional myology of the neck and forelimb of the striped hyena (*Hyena hyena* L 1758). *Anat Anz Jena* 1986, 167: 313–321.

Van Valkenburgh B. Skeletal indicators of locomotor behavior in living and extinct carnivores. *J Verteb Paleontol* 1987, 7: 162–182.

Viranta S, Lommi H, Holmala K, Laakkonen J. Musculoskeletal anatomy of the Eurasian lynx, *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) forelimb: adaptations to capture large prey? *J Morphol* 2016, 277: 753–765.

Wayne RK. Limb morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphologic change. *J Morphol* 1986, 187: 301–319.

Wayne RK. Consequences of domestication: morphological diversity of the dog. Teoksessa: Ruvinsky A, Sampson J (toim). *Genetics of the dog*. CABI Publishing, New York 2001: 43–60.

Williams TM, Wolfe L, Davis T, Kendall T, Richter B, Wang Y, Bryce C, Elkaim GH, Wilmers CC. Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks. *Science* 2014, 346: 81–85.

Zhang KY, Wiktorowicz-Conroy A, Hutchinson JR, Doube M, Klosowski M, Shefelbine SJ, Bull AMJ. 3D morphometric and posture study of felid scapulae using statistical shape modelling. *Plos one* 2012, 7: e34619.